# DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Fünfzehnter Jahrgang | 2. Dezember 1927 | Heft 48/49

## Die Probleme der vergleichenden Physiologie[1].

Von HERMANN J. JORDAN, Utrecht.

Die Aufgabe dieses Vortrages ist, an der Hand einiger Resultate des Utrechter Instituts für vergleichende Physiologie die Beziehungen der vergleichenden Physiologie zur ärztlichen Physiologie sowie zur Zoologie darzutun. Wir betrachten die vergleichende Physiologie als eine der vergleichenden Anatomie koordinierte Hälfte der eigentlichen wissenschaftlichen Zoologie. Ihrem Entstehen und ihrem Inhalte nach aber steht sie ebensogut zur medizinischen Physiologie in Beziehung.

### I. Vergleichende Physiologie und ärztliche Physiologie.

Die vergleichende Physiologie tat die ersten unsicheren Schritte auf einem beinahe unbekannten Gebiete, zu einer Zeit, in der die „ältere Schwester", die ärztliche Physiologie, schon eine reife Wissenschaft war, mit einer wohl ausgebildeten Technik. Allein ihre Probleme und diese Technik bezogen sich beinahe ausschließlich auf einige Säugetiere und einzelne niedere Wirbeltiere. Nur einige wenige Untersuchungen waren an Wirbellosen ausgeführt worden, jedoch nicht in dem Geiste einer eigentlichen vergleichenden oder zoologischen Physiologie. Man hatte sich in der Regel nur davon zu überzeugen versucht, ob bei den Wirbellosen die Dinge gleich liegen wie bei den Wirbeltieren oder nicht. Das Spezifische der Physiologie niederer Tiere fehlte. Man kann vom Arzte nicht erwarten, daß er sich dafür interessiert, wie die Organe irgendeines niederen Tieres funktionieren, wenn sich daraus nicht unmittelbar etwas für den Menschen lernen läßt. So ist die medizinische Physiologie eine Physiologie von Spezialfällen geworden. In sehr vielen Fällen sind die Funktionen bei den Wirbeltieren die Endglieder einer Entwicklungsreihe. Zu einer allgemeinen Physiologie ist eine Übersicht über diese ganze Entwicklungsreihe ein unbedingtes Erfordernis. Daraus erwachsen der jungen Wissenschaft neue Aufgaben. Jung, wie sie ist, muß sie es doch auf sich nehmen, ihre ältere Schwester zu unterrichten und mit ihr gemeinschaftlich versuchen, das wahre Ziel der Biologie: eine allgemeine Lebenslehre zu erreichen. Wir wollen dieses an Beispielen ausführen.

#### *1. Die Permeabilität tierischer Membranen als morphokinetische Funktion.*

Bei einer Reihe von Vorgängen spielt die Permeabilität tierischer Membranen eine große Rolle. Jede Zelle ernährt sich aus den Stoffen des Blut- oder Lymphstromes. Andererseits gibt sie ihre Abfallprodukte an die Lymphe ab. Permeation ist ferner die Grundlage der Darmresorption, der Sekretion, sowie der Funktion der Blutcapillaren. Die Frage der Permeation hat eine große Geschichte. Biologie und Physik haben hier ein gemeinsames Arbeitsfeld gefunden. Der physikalische Begriff der Osmose stammt aus der Pflanzenphysiologie. Später bekommen Physik und physikalische Chemie die Leitung und die Physiologie richtet sich nach ihnen und ihren Gesichtspunkten. Es stellen sich aber bald Schwierigkeiten ein. Die tierischen Membranen zeigen sich in ihrer Permeabilität komplizierter als irgendwelche physikochemische Membranen; sie können semipermeabel sein und sie können permeabel sein für Lösungen; sie lassen gewisse Stoffe hindurchtreten und sind doch nicht für alle Stoffe der gleichen Molekülgröße permeabel. Eine Zelle nimmt Zucker auf für ihren Bedarf, gibt Exkrete ab, aber diese Transporte werden nicht in umgekehrter Richtung verlaufen. Die Membran schützt die Zelle vor Verlust ihrer Nutzstoffe, muß aber andererseits auch diese Nutzstoffe eintreten lassen. Sie läßt die Exkrete austreten, verhindert aber ihre Aufnahme aus der Lymphe.

Wenn wir die Permeabilität der Därme niederer Tiere betrachten, so finden wir wiederum eine große Mannigfaltigkeit. Neben Fällen reiner Semipermeabilität (Magen und Enddarm von Astacus fluviatilis, ohne resorptive Funktion, der Darm der Holothurie) finden wir Därme, die alle möglichen Lösungen hindurchtreten lassen; andere, bei denen man auch colloidale Stoffe durchtreten sieht und endlich kennen wir Darmzellen mit Partikelpermeation. Wir nennen solche Zellen Phagocyten.

Wie ist eine solche Mannigfaltigkeit möglich? Eine Mannigfaltigkeit, bei der nicht nur verschiedene Zellen verschiedenes leisten, sondern auch die einzelne Zelle in verschiedenen Zuständen sich oft vollständig verschieden verhalten kann. Wir wollen für diese letztere Erscheinung die Zellen der Blutcapillaren der Wirbeltiere als Beispiel anführen; sie sind in der Regel kolloidimpermeabel. Bei der Lymphbildung aber müssen sie zeitweise kolloidpermeabel werden (KROGH). Die Physiologie hat sich wohl zu sehr bei der Bildung ihrer Vorstellungen nach der physikalischen Chemie gerichtet. Die physikalische Chemie bedient sich zu ihren Untersuchungen solcher Membranen, deren Teilchen in fester Beziehung zueinander stehen. Wir glauben, daß derartige Membranen bei den Tieren und vor allen Dingen bei den niederen Tieren, nur selten vorkommen. Wenn ein Membran zeitweilig kolloid-impermeabel ist, dann aber kolloidpermeabel werden kann, so muß nach unserer

[1] Vortrag, gehalten in einer allgemeinen Sitzung auf dem X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest.

Überzeugung eine Verschiebung der Teilchen gegeneinander stattfinden und diese Meinung findet eine vortreffliche Stütze in der Tatsache, daß gewisse Zellen Partikel, wie Karminkörner, Holzpartikel usw. in ihr Protoplasma aufnehmen können. Diese „Phagocytose" durch die Darmzellen vieler Wirbelloser ist eine Form der Permeation (HIRSCH), die überhaupt nur unter der Voraussetzung der gegenseitigen Verschiebbarkeit der Cytoplasmateilchen möglich ist.

Allgemein finden wir bei den höheren Tieren vornehmlich, wenn auch nicht ausschließlich, fest strukturierte Zellen und Gewebe. Bei den niederen Tieren dagegen kommen in vielen Fällen Zellen vor, deren Teilchen sich aktiv bewegen können, so daß sie ihre gegenseitige Lage zu verändern imstande sind. Dieses Vermögen verleiht ihrer Funktion einen besonderen Charakter. Wir wollen für die letztere Funktionsart den Begriff *morphokinetische* Funktion einführen, da sie unter Gestaltsveränderungen vor sich geht. Die Arbeit feststrukturierter Elemente nennen wir dagegen morphostatische Funktion. Beinahe in jeder Funktionsgruppe finden wir bei den niederen Organismen an Stelle der morphostatischen der höheren, morphokinetische Funktionen. Einige Beispiele mögen dieses zeigen. Die Enzymzelle des Wirbeltieres nimmt an ihrer Basis Stoffe auf, verarbeitet sie und gibt die Produkte an ihrer freien Zellfront ab. Es geht sozusagen ein ständiger Flüssigkeitsstrom durch die Zellen, wenn sie sezernieren. In der Ruhe ist der Flüssigkeitsstrom unterbrochen. Die chemische Tätigkeit der Zelle braucht nicht in gleicher Weise unterbrochen zu sein, es können die Produkte der Sekretion in fester Form als Granula sich aufhäufen, die dann bei der nächsten Sekretion, mit dem Wasserstrom vermischt, das Sekret bilden werden. Die Zelle aber verändert sich bei allen diesen Tätigkeiten nicht. Man kann eine ruhende von einer tätigen Zelle unterscheiden nach ihrem Inhalte, nicht nach der Struktur der lebenden Elemente. Wenn der Organismus größere Sekretmengen nötig hat, so wird der Strom, der durch die Zelle geht, beschleunigt werden.

Ganz anders liegen die Dinge bei den Wirbellosen. Bei diesen greift der Sekretionsakt tief in das Schicksal der Einzelzelle ein. Die junge Zelle, z. B. die junge Zelle aus den Mitteldarmzöka (Mitteldarmdrüse) eines Flußkrebses, ist zunächst vollkommen undifferenziert; sie unterscheidet sich nicht von der Nachbarzelle, deren Tätigkeit ausschließlich Resorption ist. Nun beginnt ihr Lebenszyklus: wie sie selbst reift, reift in ihr das Sekret. Erst nimmt das Protoplasma andere Form und andere Färbbarkeit an, dann bilden sich Granula. Diese lösen sich auf zu großen Safttropfen. Aus der kleinen unscheinbaren Zelle ist eine große, reife Sekretzelle geworden, die durch Bersten ihren Inhalt an das Darmlumen abgibt. Damit ist der Lebenszyklus dieser Zelle abgelaufen. Bei manchen Tieren kann sie sich wieder zu einer jungen Zelle regenerieren und diesen Zyklus aufs neue beginnen; es kann aber auch sein, daß sie durch andere, junge Zellen ersetzt werden muß. Immer erfolgt diese Art der Sekretion durch Aufopferung von Teilen der Zelle oder von der ganzen Zelle. Die Sekretion ist zellindividuell und was die Hauptsache ist, fest verbunden mit ausgesprochenen morphologischen Veränderungen dieses Individuums, sie ist also morphokinetisch. Sekretionsrhythmen, wie G. CH. HIRSCH sie an Wirbellosen entdeckt hat, spielen sich auf ganz anderer Grundlage ab als die rhythmischen Schwankungen der Sekretion der Verdauungssäfte von Wirbeltieren. Es sind bei den wirbellosen Tieren Wachstumsrhythmen, wie HIRSCH durch seine Stufenuntersuchungen nachweisen konnte. Wenn viele Sekretzellen gleichzeitig reif werden, so erhalten wir einen Höhepunkt der Saftabsonderung, dem ein Minimum folgt, in welchem eine neue, junge Generation von Sekretionszellen heranreift.

### *2. Die Nervenleitung.*

Lange hat man darüber gestritten, auf welchem Prinzipe die Leitung innerhalb der Nerven stattfindet. Erst die Arbeiten der letzten Dezennien haben für die Wirbeltiere Klärung gebracht. (KEITH LUCAS, ADRIAN, CATO.) Früher hat man bei der Nervenleitung an die Leitung einer Energie gedacht, und zwar aus bekannten Gründen an die Leitung eines elektrischen Stromes, obwohl die Leitungsgeschwindigkeit im Nerven viel geringer ist als die der Elektrizität. Nun kam man zu einer neuen Meinung. Man verglich den Nerven mit einer Lunte, die aus einer engen Röhre besteht, die mit Pulver geladen ist. In solch einer Lunte pflanzt sich die „Erregung" dadurch fort, daß ein Teil den anderen entzündet. Jeder Teil verbrennt durch die Energie, die ihm zur Verfügung steht. Solch eine Leitung ist in ihrer Quantität unabhängig von der „Auslösung", d. h. der ersten Entzündung. Daher ist es denn auch nicht möglich, durch mehr oder weniger starken Reiz in ein und derselben Nervenfaser verschieden starke Effekte zuwege zu bringen. Die Leitung gehorcht dem *Alles- oder Nichts-Gesetz*. Während ein elektrischer Strom beim Durchgang durch den Leiter Widerstand erfährt, den er nur durch Aufopferung eines Teiles seiner Kraft überwinden kann (Dekrement), kann ein solcher Energieverlust bei der Luntenleitung nicht stattfinden; sie ist dekrementlos. Die genannten Forscher haben durch eine Reihe wichtiger Versuche gezeigt, daß die Nervenleitung allen diesen Bedingungen entspricht. Wenn man eine Nervenstrecke narkotisiert, vor dieser Strecke reizt, hinter ihr aber den Effekt mißt, so zeigt sich das folgende: solange die Erregung, wenn auch in stark geschwächtem Zustande, noch durch die narkotisierte Stelle hindurchtreten kann, nimmt sie im gesunden Nervengewebe wieder die normale Größe an. Auch bei einer Lunte würde das der Fall sein. Wenn die Verbrennung des Pulvers sich durch eine Strecke fortpflanzen muß, wo das Pulver z. B. feucht ist, so wird hier die Verbrennung geschwächt werden.

Wenn aber der Verbrennungsprozeß eine Stelle erreicht, wo das Pulver trocken ist, so flammt dieses in der ihm eigenen Kraft auf: der Prozeß erlangt wieder seine normale Kraft. Auch in der geschädigten Strecke entsteht kein Dekrement, das Alles- oder Nichts-Gesetz bleibt gültig, nur wird das „Alles" geringer. Bei Ableitung der Aktionsströme vom untersuchten Nerven kann man zeigen, daß die Ausschlagshöhe des Galvanometers nicht von der Reizgröße abhängig ist. Ist einmal bei den Narkoseversuchen die Leitbarkeit des narkotisierten Stückes erloschen, so verschwindet der Effekt im gesunden Nerven mit einem Male, also nicht nach allmählicher Abnahme; in diesem Moment gelingt es auch nicht mehr durch stärkere Reizung die Narkosestrecke zu überwinden: Auch hier ist der Effekt nicht von der Stärke der Auslösung abhängig. Im Verein mit neueren Resultaten über Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe gereizter Nerven bildeten diese Versuche die Grundlage einer Hypothese über die Nervenleitung: Diese wird heute als rhythmisch sich wiederholende Verbrennungserscheinungen aufgefaßt, die sich unter konstanten Bedingungen mit konstanter Intensität durch den einzelnen Axon fortpflanzen.

Bei Anerkennung der großen Bedeutung aller dieser Versuche müssen wir ihnen jedoch allgemeine Gültigkeit absprechen. Bei allen bisher untersuchten Wirbellosen tritt wenigstens in vielen Fällen Dekrementleitung auf und ist die Größe der Erregung abhängig von der Größe des Reizes. Man denke sich ein Protozoon, welches gereizt wird. Vom Reizorte pflanzt sich die Erregung allseitig fort. Wo sie hingelangt, erzeugt sie Kontraktion. Wenn diese Leitung dem Alles- oder Nichts-Gesetz gehorchte, so wären die Sarcodinen unglückliche Tiere: alle Reize der Außenwelt blieben entweder wirkungslos, oder aber sie zwängen die Tiere zu Totalkontraktion, d. h. dazu, Kugelform anzunehmen. Jeder weiß, daß das nicht der Fall ist und daß die Ausbreitung der Erregung und die Stärke des Effektes von der Reizgröße abhängig ist: Das Alles- oder Nichts-Gesetz gilt nicht. Die Leitung geschieht mit Dekrement.

Durch DU BUY und REITSEMA wurden in meinem Laboratorium die Versuche, die wir für den Wirbeltiernerven beschrieben haben, am Krebsscherennerven wiederholt. Die Krebsscherennerven, die Öffnung und Schluß der Schere bewirken, geben bei verschiedener Reizgröße verschiedene Effekte: Starke Reize geben Scherenschluß, schwache Reize Scherenöffnung. Ferner aber bedingen schwache Reize Hemmung des Scherenschließers; stärkere Reize Hemmung des Scherenöffners.

Auch das Nervenmuskelpräparat des Wirbeltieres gibt bei Reizung mit Strömen verschiedener Intensität verschiedene Ausschlagshöhen. Diese beruhen jedoch auf der mehr oder weniger großen Anzahl erregter Nervenfasern, während jede Einzelfaser dem Alles- oder Nichtsgesetz gehorcht. Beim Krebs ist das nicht wahrscheinlich. Der Schließnerv führt 6 Axone, der Öffnernerv nur einen: viel zu wenig, um alle Abstufungen des Reizerfolges, die man beobachten kann, möglich zu machen.

1. Wenn man eine Strecke des Schließnerven narkotisiert, so nimmt im Schließmuskel, bei Reizung vor der Narkosestrecke, mit zunehmender Narkose der Effekt *allmählich* ab: *Die Erregung stellt sich also beim Übergang aus der geschädigten in die gesunde Strecke nicht wieder her. Es ist hier also die Erregungsgröße nicht nur abhängig von dem Zustand und der Energieproduktion jeder Teilstrecke, sondern auch von der Erregungsgröße, die ihm von dem vorhergehenden Sektor übermittelt wurde.*

2. Wenn man nach Erlöschen der Beantwortung mittlerer Reize die Reizstärke vergrößert, *dann tritt neuerdings ein Effekt auf: Es ist also der Effekt beim Flußkrebs abhängig von der Reizgröße: Das Alles- oder Nichts-Gesetz gilt nicht*[1].

3. Wir vergleichen nun einen Nerven mit einem langen, mit einem solchen mit einer kurzen Narkosestrecke. Bei gleichen Reizen erlischt die Reizbeantwortung bei dem Präparate mit langer Narkosestrecke eher als bei demjenigen mit kurzer Narkosestrecke. *Der Durchgang durch eine lange Strecke schädigt die Erregung in höherem Maße, als der Durchgang durch eine kurze Strecke. Die Erregungsleitung findet statt mit Dekrement*[2]. P. HOFFMANN hat übrigens schon früher gezeigt, daß beim Krebsscherennerven die Intensität der Aktionsströme mit der Reizgröße sich verändert: Stärkere Reize bedingen höhere Ausschläge des Galvanometers.

Ähnliche Versuche am Schneckenfuß (ohne Ganglion) haben uns gezeigt, daß auch hier Dekrementleitung mit diesen neueren Methoden bewiesen werden kann (M VAN APPEL).

Was kann man aus diesem Gegensatz für die Theorie der Nervenleitung lernen? Die Versuche an den Nerven der Wirbeltiere, deren Richtigkeit über allem Zweifel erhaben ist, beweisen, daß der Nerv nicht eine besondere Energieform leitet, sondern, daß die Leitungserscheinungen auf Energieentfaltung *jeder Teilstrecke* beruhen. Bei den Wirbellosen hängt die Leitung von der Vis a tergo und der Länge der Leitungsstrecke ab. Daß die Nerven der Wirbellosen und der Wirbeltiere prinzipiell verschieden sind, ist unwahrscheinlich. Die Frage, wie beide Erscheinungsgruppen zu einer allgemeinen Theorie der Nervenleitung vereinigt werden können, muß offenbleiben. Doch mögen die folgenden Andeutungen unter allem Vorbehalte

[1] Als solche verstärkte Reize dienen in erster Linie mechanische Reize, da verstärkte elektrische Reize Stromschleifen bilden, die als solche die narkotisierte Nervenstrecke durcheilen und gesundes Nervengewebe erreichen könnten. Mit zunehmender Narkose werden auch die Effekte der verstärkten Reize geringer und geringer.

[2] CATO hat gezeigt, daß beim Froschnerven die Länge der Narkosestrecke gleichgültig ist. Frl. M. VAN APPEL hat diese Versuche bei mir bestätigt.

zeigen, wie wir uns eine künftige Lösung der Frage denken. Die Vergleichung mit den Protozoen kann uns auf die Spur helfen: auch da Leitungserscheinungen, die aber zugleich von Strömungserscheinungen begleitet sind. Die Teilchen bewegen sich vollkommen koordiniert, schneller oder langsamer, je nach Umständen. Jedes Teilchen des sich bewegenden Systems ist energetisch mit dem anderen koordiniert, d. h. es trägt das Seine dazu bei, um die energetischen Ausgaben der Bewegung zu bestreiten. Allein es kann das nicht tun ausschließlich nach Maßgabe seiner eigenen Energievorräte, da wir ja sonst keine Koordination bei variierter Geschwindigkeit erhielten.

Es muß also koordinierende Einflüsse geben, denen es zuzuschreiben ist, daß die einzelnen Teilchen die Größe ihres Energieaufwandes und dadurch ihrer Bewegung nach den anderen Teilchen regeln. Wenn eine Amöbe ein Pseudopodium einzieht, so geschieht das nach ASA A. SCHAEFFER durch Plasmaströmungen. Die Strömungen beginnen zuweilen an der Spitze, zuweilen an der Basis des Pseudopods, ohne feste Regel: bald aber wird die Strömung nicht nur allgemein, sondern auch koordiniert: das ganze Pseudopodium wird eingezogen. (Ameboid movement 1920, p. 9). Möglicherweise spielt als koordinierender Faktor die Bewegung derjenigen Teilchen eine Rolle, die die Strömung anfangen: sie wirken vielleicht durch den Stoß auf die zunächst noch ruhenden Teilchen und zwingen sie zu einer Bewegung, deren Größe nicht von den in ihnen verfügbaren Energiemengen, sondern von der Stärke des Stoßes abhängt. Zum Verständnis einer solchen Leitung genügt naturgemäß das Bild der mit Pulver geladenen Lunte nicht, da dieses nur eine „Alles- oder Nichts"-Leitung zu verdeutlichen imstande ist. Sobald ein koordinierender Faktor die einzelnen Teilchen zwingt, sich den Leistungen räumlich entfernter Teilchen quantitativ anzupassen, so ist der Vorgang viel komplizierter, als im Falle einer „Alles oder Nichts"-Leitung.

Diese Koordination, mit quantitativer Abstufung der energetischen Leistungen, kommt, wie wir hörten, auch in den Nerven der meisten Wirbellosen vor. Plasmaströmungen sind hier unbekannt. Doch könnte man an ähnliche koordinierende Faktoren denken, wie wir sie bei dem strömenden Amöbenplasma vermuten. Man müßte annehmen, daß die Funktion der Axone dieser Tiere eine morphokinetische Leistung sei, während eine „Alles oder Nichts"-Leitung als morphostatische Leistung aufzufassen wäre. Daß man eine Verschiebung der Teilchen innerhalb des Axoplasma nicht wahrnehmen kann berechtigt zu keinem Einwande; denn eine solche Bewegung brauchte nur in ganz geringem Umfange stattzufinden. Auch die bei der Phagocytose stattfindenden Plasmabewegungen hat man noch niemals gesehen.

Die Annahme wäre also die, daß im Nerven der Wirbellosen, die Verbrennung sich nicht ohne weiteres fortpflanzt, sondern, daß geringfügige Bewegungen der Plasmateilchen die Ursache dafür sind, daß in den benachbarten Teilchen in entsprechendem Ausmaße ebensolche kleine Bewegungen entstehen, die mit äquivalenten Verbrennungserscheinungen verbunden sind. Die Größe der Bewegung der dem Reizorte zunächst liegenden Teilchen hinge dann direkt von der Reizgröße ab, und sei die Ursache dafür, daß in den folgenden Abschnitten des Nerven Bewegung und Verbrennung in den bestimmten quantitativen Beziehung auftreten. Nach dieser Hypothese wird also die eigentliche Leitung auch bei den Wirbellosen auf eine sich fortpflanzende Stoffwechselerscheinung rhythmischer Art zurückgeführt. Ein koordinierender Faktor aber macht hier die Ungültigkeit des Alles- oder Nichts-Gesetzes verständlich; da wir uns den koordinierenden Faktor als geringfügige Bewegung der Teilchen vorstellen, so wäre auch das häufig auftretende Dekrement zu verstehen, da eine Bewegung nach Maßgabe der Länge der Bahn Widerstand erleiden muß.

### *3. Der Tonus der glatten Muskeln bei „hohlorganartigen" Tieren.*

Die Verlagerung der Teilchen aneinander, d. h. also morphokinetische Art der Funktionen, dürfte zahlreiche, bis jetzt schwer verständliche Erscheinungen bei wirbellosen Tieren zu erklären imstande sein. Wir nennen das schwierige Problem des Tonus glatter Muskeln bei hohlorganartigen Tieren. Ich habe zeigen können, daß bei solchen Tieren die tonischen Anpassungsreaktionen der Muskeln auf ihrer Fluidität[1] beruhen. Erst wenn sich die Muskeln kontrahieren, werden sie feste, d. h. elastische Körper. Auch das Protoplasma der Amöben zeigt diese Übergänge; flüssig-viscös bei Plasmaströmungen, wird es unmittelbar elastisch bei Kontraktionen. (ASA A. SCHAEFFER.) Mit Nachdruck möchten wir auf diese Analogie zwischen den Eigenschaften der Lokomotionsorgane niederster Metazoen und der Protozoen hinweisen. In der Physiologie des zentralen Nervensystems der Wirbellosen, vielleicht aber auch in der Physiologie der höchsten Zentren der Wirbeltiere, werden manche Rätsel sich lösen, wenn man einmal hat einsehen lernen, daß die Physiologie morphokinetischer Elemente auf ganz anderen Prinzipien beruht als die Physiologie der Feststrukturen; dann wird man einsehen müssen, daß die Physiologie sich nicht zu sklavisch durch den gegenwärtigen Stand der physikalischen Chemie leiten lassen darf, denn sie wird immer auf Fragen stoßen, die man mit den bisherigen Methoden dieser Wissenschaft zu lösen nicht imstande ist.

Erst in neuester Zeit fängt auch die physikalische Chemie an, sich mit der Kinetik solcher Teil-

[1] Die Fluidität ist hier lediglich durch das Verhalten gegenüber passiver Gestaltveränderung definiert: unter „flüssigen" Körpern verstehen wir solche, die passiver Gestaltsveränderung nur durch irreversible Viscosität oder eigentlich Plastizität Widerstand bieten, während „feste" Körper elastisch reagieren.

chen zu beschäftigen, die offenbar Analogie mit den Plasmateilen zeigen (FREUNDLICH). Wie dem aber auch sei, es war die Aufgabe der vergleichenden Physiologie, auf diese Schwierigkeiten aufmerksam zu machen; wenn sie bislang auch noch kaum weiter gekommen ist, als diese Schwierigkeiten zu finden, aber noch nicht ihre Lösungen, so wird man ihr das bei ihrer Jugend nicht verübeln können.

## II. Vergleichende Physiologie und Zoologie.

Wie die vergleichende Physiologie gegenüber der medizinischen, so hat sie, entsprechend ihrem doppelten Ursprunge, auch ganz bestimmte Aufgaben gegenüber der Zoologie, aus der sie hervorgegangen ist. Form und Funktion sind im höheren Sinne des Wortes eine Einheit. Die Beschränkung auf die Form ging aus von der Meinung, daß die Form das Hauptproblem sei und daß, gegeben die Form, das Problem der Entstehung der Funktion gelöst sei. Wir wissen heute, daß diese Auffassung falsch ist. Die Regenerationslehre zeigt, daß die Form sich wiederherstellt, wenn sie verstümmelt war, und daß bei dieser Wiederherstellung jede Zelle die Rolle spielt, die sie nach Maßgabe ihrer funktionellen Bedeutung innerhalb des Ganzen zu spielen berufen ist. Wäre die Form ein Krystallisationsprozeß, die Funktion wäre sekundär. Da die Formgebung aber immer nur aus dem Bauplan des Ganzen kausal zu verstehen ist, da sie sich regeneriert nicht nach Maßgabe formativer Kraftfelder, sondern nach Maßgabe durch Funktion bedingter Gruppierung, so ist Form und Funktion schon im Wachstum nicht voneinander zu trennen. Daher hat die vergleichende Physiologie eine ganz besondere Aufgabe gegenüber ihrer Mutter, der Zoologie, ihr nämlich zu helfen aus einer Formlehre eine Organisationslehre zu werden. Wenn eine neue Teilwissenschaft eine solche Rolle auf sich nimmt, so muß sie durch Schaffen neuer Begriffe das kombinierte Tatsachenmaterial nach ihren neuen Gesichtspunkten zu ordnen suchen. Die alte Zoologie wollte ausschließlich mit genetischen Begriffen arbeiten; sie meinte ja, jede Form sei lediglich durch ihre Abkunft bedingt. In Wirklichkeit aber ist sie bedingt durch Abkunft, Funktion und Milieu.

### *Tiere mit inkonstanter alveolärer Gasspannung.*

Die Bildung biologischer (neben den morphologisch-systematischen) Gruppen wird zur Notwendigkeit, will man die Mannigfaltigkeit der Funktion meistern. Wir geben ein Beispiel. Es gibt Tiere, die, wie der Mensch, in ihrer Lunge die Zusammensetzung der Gase konstant erhalten; sie atmen schnell aus und ein und die Schwankungen der Gase in ihrer Lunge sind gering. Treten Abweichungen auf, so verursachen diese Regulation. Gegenüber diesen Tieren mit konstanter alveolärer Gasspannung steht eine andere biologische Gruppe; sie besteht im wesentlichen, aber nicht ausschließlich aus tauchenden, luftatmenden Tieren; sie gebrauchen ihre Lungenluft[1] als Vorrat, um unter Wasser davon zu leben. Auch der Mensch kann tauchen, kann beinahe 5 Minuten unter Wasser bleiben, wenn es ihm gelingt, den Zwang, den die Regulierung der Atmung ihm auferlegt, zu überwinden. Die Tauchvögel, die halb Tiere mit konstanter, halb Tier mit inkonstanter alveolärer Gasspannung sind, reagieren wie folgt: in der Luft wie der Mensch; sobald sie aber mit dem Kopf unter Wasser tauchen, hemmen bestimmte Reflexe die Regulierung. Es tritt keine Atemnot auf. Der Sauerstoffvorrat der Lunge, der langen Luftröhre sowie der Luftsäcke wird langsam verbraucht. Erst wenn er verbraucht ist, werden die Tiere gezwungen, das Wasser zu verlassen. Alle typischen Repräsentanten unserer Gruppe mit inkonstantem alveolären Gasdruck zeichnen sich durch das Fehlen jeglicher Atmungsregulation aus. Doch kommen auch bei ihnen Regulationen vor. Diese bewirken einmal, daß sie nach Verbrauch des Lungensauerstoffes das Wasser verlassen, zweitens, daß der Vorrat der Lunge auf nützliche Weise verbraucht wird. Hierzu muß zu Anfang, wenn die Sauerstoffspannung in der Lunge hoch ist, dieser verhältnismäßig wenig, später, wenn die Sauerstoffspannung in der Lunge gesunken ist, relativ mehr entnommen werden. In meinem Laboratorium sind diesbezüglich verschiedene Untersuchungen ausgeführt worden, die beweisen, daß bei den verschiedenen Vertretern unserer Gruppe verschiedene Arten der Regulierung zu finden sind. Planorbis taucht unter mit hohem Sauerstoffgehalt in der Lunge, dann herrscht auch ein hoher Sauerstoffdruck in den Geweben, so hoch, daß das Oxyhämoglobin des Blutes in den Geweben nicht reduziert werden kann. Das Blut entnimmt der Lunge den Sauerstoff nur durch physikalische Lösung. In dieser Zeit nimmt der Sauerstoffverbrauch mit dem Sauerstoffdruck ab, bis die Sauerstoffspannung der Lunge 16% geworden ist, dann muß sie in den Geweben unter den Punkt gesunken sein, bei welchem das Hämoglobin nach Untersuchungen der KROGHschen Schule anfängt, reduziert zu werden und seinen Sauerstoff an die Gewebe abzugeben. Je mehr nun die Sauerstoffspannung in den Geweben sinkt, desto mehr setzt die Tätigkeit des Hämoglobins relaisartig ein. Zwischen einem Sauerstoffgehalt der Lunge von 16% und den niedrigsten Spannungen, die praktisch überhaupt noch eine Rolle spielen, entnimmt nunmehr das Blut der Lunge in der Zeiteinheit fast gleiche Sauerstoffmengen, so daß im Anfang gespart wird, späterhin aber den Geweben die gleiche, ausreichende Menge Sauerstoff zugeführt wird, trotzdem in der Lunge die Sauerstoffspannung stark gesunken ist[2].

In absehbarer Zeit hoffen wir Versuche über die Ausnützung der Lungengase auch beim Frosche mitteilen zu können. Bei diesen Tieren scheint

[1] oder Tracheenluft.

[2] Versuche von HAZELHOFF, und den Damen FOURNIER und BUNSCHOTEN.

eine komplizierte Regulation vorzukommen, vermutlich reflektorischer Natur. Durch diese ergeben sich interessante Beziehungen zwischen dem Bau der Lunge sowie des Herzens (mit seinem ungeteilten Ventrikel) und der Atmung.

Die Mannigfaltigkeit der Funktion, entsprechend der Einheitlichkeit der Lebensweise unter einheitliche Gesichtspunkte zu vereinigen und die Gesetze der Organisation daraus zu verstehen, ist die zoologische Aufgabe der vergleichenden Physiologie. Allein dieser Aufgabe kann sie nur gerecht werden, wenn sie die Anfangsstadien überwindet und durch völlige Beherrschung des schon vorliegenden Stoffes, sowie durch eine streng wissenschaftliche Technik lernt, die Beziehungen der Teile zum Ganzen des Organismus, sowie zu den Faktoren der Umwelt von der Spekulation frei zu machen. Erst wenn diese Beziehungen durch einwandfreie physiologische Versuche festgestellt worden sind, wird von einer wissenschaftlichen Biologie die Rede sein können, Die Lehre der tierischen Organisation, sowie die Ökologie haben zur Voraussetzung das Bestehen einer durchgearbeiteten vergleichenden Physiologie.

## Die Ökologie der Tiere, ihre Wege und Ziele[1].

Von RICHARD HESSE, Berlin.

Die Zeiten sind vorbei, wo man die Biologie als sog. „beschreibende" Naturwissenschaft zu den „exakten" Naturwissenschaften, der Physik, Chemie, Astronomie in Gegensatz stellen durfte. Seit Jahrzehnten sind Forscher an der Arbeit, das biologische Geschehen kausal zu erklären und bemühen sich, es nach Möglichkeit schließlich auf physikalische und chemische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Das wird freilich sicher nicht für die Gesamtheit des biologischen Geschehens möglich sein. Denn wir können zwei Arten von biologischem Geschehen unterscheiden. Entweder laufen entsprechende Geschehnisse bei derselben Organismenart stets in gleicher Weise ab — wie das bei einer chemischen Reaktion der Fall ist — z. B. die Verdauung bestimmter Nährstoffe, oder die Ausscheidung der Stoffwechselprodukte, oder die Entwicklung eines Eis zum fertigen Tier. Solch gesetzmäßiges Geschehen kann als *Vorgang* bezeichnet werden. Oder aber die Geschehnisse verlaufen einzigartig, in jedem Einzelfalle anders — wie die Kombination der Gene bei der Befruchtung, oder die Entstehung von Mutationen, oder die Isolation von Individuengruppen als Grundlage für Artumbildung. Das ist historisches Geschehen, und solche Geschehnisse bezeichnet man als *Ereignis*. Für Vorgänge können wir der Überzeugung sein, daß der Nachweis ihrer kausalen Zusammenhänge möglich sein wird; für Ereignisse gilt das mindestens nur zum Teil.

Den schnellsten Erfolg wird die kausale Forschung haben, wenn sie die Vorgänge aus dem biologischen Geschehen herausschält und sie analysiert. Vor allem die Physiologie ist darin weit vorgeschritten; die Morphologie folgt ihr. Am wenigsten weit ist man damit gediehen in der Ökologie der Tiere.

Die Ökologie ist die Lehre von dem Verhalten des Organismus in Beziehung zu seiner Umwelt. Man kann nicht sagen, daß sie ein neuer Forschungszweig sei; schon 1880 gab KARL SEMPER eine zusammenfassende Darstellung der tierischen Ökologie in seinem Werke „Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere". Aber er fand damit nicht den gebührenden Anklang. Die Forschungsrichtung in der zoologischen Wissenschaft war damals vorwiegend bestimmt durch die Abstammungslehre. Der gewaltige Erfolg, den DARWINS Werk von 1859 gehabt hatte, wirkte noch lange fort; eine Fülle fesselnder Fragen war damit in den Mittelpunkt des Interesses gerückt; historische Probleme standen im Vordergrund; es hatte natürlich für den Forscher einen ganz besonderen Reiz, frei von der Fessel der Zeit aus gegenwärtigen Beobachtungen Dinge herauszulesen, die sich lange vor dem Dasein des Menschen auf der Erde zugetragen hatten. Dadurch wurde in der Zoologie einseitig die morphologische Forschung begünstigt und in letzter Linie jene übertriebene Stammbaumzoologie heraufgeführt, die nicht immer erfreulich war. Andere Richtungen wurden dadurch überwuchert. So konnte es kommen, daß ein Werk wie die „Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs" von BERGMANN und LEUCKART (1855) fast ganz in Vergessenheit geraten konnte[2]. Als dann vergleichende Anatomie und Embryologie durchaus erforscht waren und nicht mehr die Fülle neuer und überraschender Ergebnisse lieferten, da waren es andere Gebiete, die mit Recht die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich zogen: die Entwicklungsmechanik und die Vererbungslehre. Wir stehen noch jetzt unter dem Zeichen dieser Forschungsrichtungen, und eine überwiegende Anzahl von Forschern wandelt auf den Bahnen, die einerseits in den achtziger Jahren von WILH. ROUX und HANS DRIESCH gewiesen wurden, andererseits erschlossen wurden durch die Neuentdeckung der von MENDEL gefundenen Gesetzmäßigkeiten und ihre Auswertung im Anschluß an die morphologischen Befunde bei Eireifung und Befruchtung.

Bis in die neueste Zeit wurden daher physiologische Anatomie und Ökologie vernachlässigt, wenigstens von den Zoologen. Für die Biologie der Tiere bleibt trotz SEMPER die Ökologie ein junger Wissenszweig. Nicht so für die Botanik; hier war die Ablenkung durch die Abstammungslehre geringer, weil für deren Begründung das Pflanzenreich bei weitem nicht so reiches Material

[1] Vortrag, gehalten in einer allgemeinen Sitzung auf dem X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest.

[2] So glaubt noch neuerdings HANS BÖKER (Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. **24**. 1924) die in diesem Werke durchgeführte Betrachtungsweise neu erfunden zu haben und nennt sie „biologische Morphologie".

bietet wie das Tierreich. So haben die Botaniker in der ökologischen Betrachtung ihrer Objekte einen großen Vorsprung, und die Zoologen sind vielfach in der Lage, sich Anregungen bei der Schwesterwissenschaft zu holen und Anleihen bei ihr zu machen.

Die Ökologie läßt sich nicht scharf gegen die physiologische Anatomie abgrenzen. Sie arbeitet mit den gleichen Mitteln unter Erweiterung der Fragestellung, d. h. unter Einbeziehung der Umweltfaktoren. Bei der physiologisch-anatomischen Betrachtung des Auges kann das Licht, ein Umweltfaktor, nicht ausgeschaltet werden; die Gesetze der Lichtbrechung, die Menge und die Zusammensetzung des Lichtes vermitteln uns das Verständnis für den Bau der Linse, für die Iris und andere Blendungseinrichtungen, für den Dualismus der rezipierenden Elemente, der Stäbchen und Zapfen, im Wirbeltierauge. Ebenso kann man nicht von der Nahrung absehen, wenn man die Einrichtungen des Darmsystems verstehen will, die Bedeutung der Zähne und des Kaumagens, die Darmlänge, den Blinddarm u. a. Aber es ist doch eine ökologische Frage: Welche Besonderheiten im Bau des Auges von Dunkeltieren stehen im Zusammenhange mit ihrem Leben in schwachem Licht? oder: was für Anforderungen stellt die pflanzliche Nahrung an das Darmsystem der Tiere? Dabei läßt sich eine finale Fragestellung im Interesse der Kürze und Klarheit oftmals nicht vermeiden. Aber die finale Betrachtung ist keineswegs eine Besonderheit der Ökologie! Sie hat nur Bedeutung für die Formulierung der Probleme, sie dient heuristischen Zwecken; die gleiche Rolle spielt sie auch in der physiologischen Anatomie, in der Entwicklungsmechanik, in der Vererbungslehre.

Die *physiologische Anatomie* betrachtet das Tier losgelöst von seiner Umgebung, als selbständigen Organismus, im Laboratorium, gleichsam in Reinkultur. Sie beschränkt sich in ihrer Fragestellung, um die Probleme zu vereinfachen und sucht zunächst die Grundlagen des Bauplans zu ermitteln. Durch Untersuchung der einzelnen Teile sucht sie Bau und Funktion der Körpermaschine zu verstehen. Ihr letztes Ziel ist dabei die Erkenntnis des Zusammenwirkens der Teile zur Funktionseinheit. Die Grundbedingung für das Funktionieren der Körpermaschine ist die gegenseitige Einstimmigkeit der Bestandteile, ihr innerer Einklang oder, wie die Botaniker es genannt haben, die *Entharmonie*. Daß eine solche Entharmonie vorhanden sein muß, liegt auf der Hand; das geht ohne weiteres hervor aus der Tatsache des Funktionierens. Untersucht werden muß nur, worin die Entharmonie im einzelnen besteht. Dabei ist durchaus nicht notwendig, daß alle Eigenschaften aller vorhandenen Bestandteile des Organismus für die Entharmonie wesentlich sind; auch „indifferente" Eigenschaften können vorkommen — wenn sie nur nicht den Betrieb stören oder wenn nur eine solche Störung irgendwie kompensiert wird. Eine andere wichtige Frage ist die nach dem Ursprung dieser Entharmonie, nach der Entstehung der Zusammenstimmung. Aber da kommt historisches Geschehen ins Spiel, und damit werden die Grundlagen für die Untersuchung wesentlich unsicherer.

Die *Ökologie* stellt das Tier in seine Umwelt; sie betrachtet seine Reaktionen auf die Umweltbedingungen. Sie erstrebt eine Analyse des „Kampfes ums Dasein" in jenem weiten Sinne, in dem DARWIN ihn verstand, wenn er sagte, daß die Pflanze am Rande der Wüste mit der Trockenheit kämpft. Die Umweltbedingungen sind mehr oder weniger wichtig für den Gang der Körpermaschine und beeinflussen ihn, jede nach bestimmter Richtung. Die Mannigfaltigkeit der äußeren Bedingungen ist sehr groß, und sie kombinieren sich wieder in der vielseitigsten Weise. Wir unterscheiden, um in die Fülle der Einflüsse Ordnung zu bringen, unbelebte und belebte (abiotische und biotische) Umwelt, deren jede wieder eine Fülle besonderer Einwirkungen bietet. Nicht in jeder Umwelt ist ein Tier lebensfähig; es muß eine physiologische Eignung für die Umwelteinflüsse haben oder, mit dem Ausdruck der Botaniker, in *Epharmonie* zu ihnen stehen. Das Vorhandensein der Epharmonie ist wieder eine selbstverständliche Forderung; die Tatsache, daß ein Tier in dieser oder jener Umwelt lebt, ist ein Beweis für das Vorhandensein der Epharmonie. Unsere Frage geht vielmehr dahin: Worin besteht diese Epharmonie, welche Eigenschaften der Tiere gewährleisten sie? Dazu kommt, daß die Epharmonie keine absolute ist, sondern sich gradweise abstuft. Dasselbe Tier kann unter verschiedenen Umweltbedingungen leben; aber nicht alle sind gleich günstig; sie stufen sich ab vom Optimum bis zum Pessimum. So sehen wir, wie in einer Saline, die ihr Wasser aus dem Meere bezieht, das Tierleben um so spärlicher wird, je höher der Salzgehalt steigt. Die Tierarten, die den höchsten Salzgehalt vertragen, gedeihen doch meist im normalen Meerwasser besser; bei zunehmender Konzentration werden sie kleiner und kränkeln, bis sie schließlich ganz verschwinden. Die Umwelt darf den Gang der Körpermaschine nicht hemmen; sie soll ihn womöglich fördern. So ist das Meerwasser dem Leben der Organismen im allgemeinen förderlicher als das Süßwasser; es ist mit der Binnenflüssigkeit der meisten Meerestiere isotonisch und kann ihr daher auf osmotischem Wege keine lebenswichtigen Stoffe entziehen, keine schädlichen aufzwingen. Im Süßwasser dagegen dringt Wasser in den Tierkörper ein. Trotzdem können Tiere im Süßwasser leben, wenn sie Einrichtungen besitzen, die das beständig eindiffundierende Wasser wieder aus ihrem Körper entfernen; die Protozoen tun das mit ihrer contractilen Vakuole, die meisten Metazoen durch die Niere. Die Süßwassertiere erkaufen gleichsam durch Annahme dieser erschwerenden Bedingungen Schutz gegen eine Menge von Konkurrenten, die ihnen nicht ins Süßwasser folgen können, durch deren Wettbewerb aber im

Meere ihr Bestand gefährdet werden könnte. So bleibt, trotz des Pejus der abiotischen Lebensbedingungen im Süßwasser, doch noch ein Plus an Epharmonie für sie übrig.

Ein Vergleich wird uns das Verhältnis von physiologischer Anatomie und Ökologie noch näher erläutern. Ein Studierender der Maschinenbaukunde wird zunächst die Bauverhältnisse eines Benzinmotors an einem typischen Stück kennenlernen: die eigenartige Form der Energiegewinnung, die Art der Übertragungen, das Maßverhältnis der Hebel und Räder; er lernt die Entharmonie der Maschine kennen; er wird das Funktionieren des Motors verstehen, indem er gleichsam seine physiologische Anatomie studiert. Die besonderen Anwendungen sind ihm dabei zunächst gleichgültig. Wenn aber ein Motor nach diesem Bauplan für einen bestimmten Zweck gebaut werden soll, so wird er im einzelnen anders eingerichtet sein müssen, wenn er in einer Werkstätte auf festem Boden steht, anders, wenn er das bewegliche Motorboot treiben soll, anders, wenn er im schwanken Flugzeug angebracht wird. Die Ausmaße und Gewichtsverhältnisse seiner Teile, die Sicherung gegen Erschütterungen, die Art der Kühlung und viele andere Einzelheiten werden in jedem Fall verschieden sein. Unter Wahrung seines Bauplans im allgemeinen wird der Motor der jedesmaligen Umwelt angepaßt, wird in Epharmonie mit ihr versetzt. Oder: die Entharmonie einer Uhr, die richtige Lage der Achsen, die Länge der Hebel, das Zahlenverhältnis der Zähne bei den Zahnrädern, bedingen den zuverlässigen Gang der Uhr. Um aber ein Uhrwerk als Taschenuhr oder als Schiffsuhr brauchbar zu machen, mußte sein Gang von der senkrechten Einstellung, d. h. von der Schwerkraftwirkung auf Gewicht und Pendel unabhängig gemacht werden; es mußte erst Federantrieb und Unruhe erfunden werden, um die Uhr in Epharmonie mit solchen neuen Umweltbedingungen zu bringen.

Gerade diese Beispiele zeigen, wie die Ökologie nur eine Fortführung und Ergänzung der physiologischen Anatomie ist; es werden die Bedingungen der Umwelt mit einbezogen in die gedankliche Verknüpfung der Einzelvorgänge. Dementsprechend gleicht auch ihre Methodik der der physiologischen Anatomie; vergleichend-morphologische Untersuchung und physiologisches Experiment.

Umwelt aber ist keine konstante Größe; nicht die Umwelt an sich, sondern die Umwelt für das Tier kommt in Betracht. Jede Tierart hat ihre spezifische Umwelt, die selbst wieder für verschiedene Individuen verschieden sein kann. Verschiedene Waldtiere haben jedes seine eigne Umwelt, das Reh eine andere als die Nonnenraupe und diese eine andre als die Holzwespenlarve. Die Flunder (*Pleuronectes flesus*) hat eine andre Umwelt im Süßwasser als im Meer; der Aal hat eine andre Umwelt als Larve im Meer und fertig im Süßwasser. Die lebende Umwelt der Amsel in unseren Gärten und Anlagen weicht von der im Walde wesentlich ab durch das Fehlen der Feinde, besonders der Raubvögel. Um also die Harmonie zwischen Organisation und Umwelt zu verstehen, ist auch ein genaues Studium der Umwelt jeder Tierart erforderlich. Die einfachsten Verhältnisse bietet dabei das Wasser; deshalb ist auch die Ökologie der Wassertiere am weitesten fortgeschritten.

Wie in jeder Wissenschaft so sind auch in der Ökologie drei Stufen zu unterscheiden. Die erste besteht im Sammeln der Tatsachen, die zweite in der Ordnung der Tatsachen, die dritte im Verstehen der Tatsachen durch gedankliche Verknüpfung. Wenn auch die 1. und 2. Stufe naturgemäß der 3. vorangehen müssen, so stellen sich doch häufig Lücken im Tatsachenmaterial erst heraus, wenn zur gedanklichen Verarbeitung geschritten wird; es gehen also Sammlung und Ordnung stets weiter neben der Verarbeitung her.

Ein schönes Beispiel für die Arbeitsweise der Ökologie bietet die sog. BERGMANNsche Regel. KARL BERGMANN war auf Grund theoretischer Erwägungen auf den Gedanken gekommen, daß für die eigenwarmen Tiere in kälteren Klimaten eine bedeutendere Körpergröße von Vorteil sein müsse, weil die Menge der abgegebenen Wärme abhängig ist von der Größe der Oberfläche und weil von verschieden großen ähnlichen Körpern der größere die relativ kleinere Oberfläche hat. Diese Forderung wurde von der Statistik bestätigt; es zeigte sich bei Arten von Vögeln und Säugern, die eine weite Verbreitung haben, daß sie in kälteren Klimaten eine bedeutendere Größe erreichen als in wärmeren. Um aus der endlosen Fülle nur ein Beispiel anzuführen, so mißt bei dem amerikanischen Specht *Dryobates villosus* die Flügellänge in Panama 102,8 mm, in Alaska 132,3 mm; zwischen beide Extreme schieben sich alle Übergänge ein, von Süd nach Nord zunehmend: in Florida 113,9, in Pennsylvanien 119,6, in New York 121,3, in New Brunswick 125,1 mm. Zweifellos wird durch Größenzunahme oder, was auf das Gleiche herauskommt, durch Verkleinerung der relativen Oberfläche das Leben in kälteren Gegenden erleichtert, die Eignung für solche Gegenden erhöht; das ist ein Moment neben vielen anderen: Dichte des Feder- oder Haarkleides, bedeutendere Größe und Leistungsfähigkeit des Herzens, bei Säugern Verkleinerung von Ohrmuscheln und Schwanz u. a. Aber mit solcher finalen Umschreibung ist noch keine Erklärung gegeben. Zum Verständnis der Tatsachen kommen wir erst, wenn wir sagen können, warum die Tiere in kalten Gegenden größer werden. Seltsamerweise finden wir die gleichen Größenverhältnisse bei Meerestieren; bei sehr vielen Arten von Cölenteraten, Mollusken, Krebsen nimmt die Größe von den tropischen zu den polaren Meeren schrittweise zu[1]. Dem entsprechen

[1] Amphibien und Reptilien freilich nehmen in kälteren Gegenden im allgemeinen an Größe ab. Das ist die Folge mangelhafter Ernährung; denn in kühlen Gegenden wird die Freßzeit dieser wärmebedürftigen Tiere mit verhältnismäßig langer Entwicklung mehr

auch die Ergebnisse, die STANDFUSS bei der Zucht von Schmetterlingen regelmäßig erzielte: erhöhte Temperatur verkürzt das Raupenstadium und bewirkt gleichzeitig, durch Abkürzung der Fraßzeit, eine Größenreduktion des Falters. Mit der Homöothermie scheinen also die Größenunterschiede bei der BERGMANNschen Regel nicht unmittelbar zusammenzuhängen. Eine Anzahl Tatsachen sprechen dafür, daß die höhere Temperatur ein früheres Eintreten der Geschlechtsreife und damit ein früheres Aufhören des Wachstums zur Folge hat. Untersuchungen darüber sind im Gange. Demnach stellt sich das Ergebnis so: die Homöothermen kälterer Klimate sind größer als die gleiche Art in wärmeren Klimaten, und das ist zuträglich für sie; aber sie sind nicht deshalb größer, weil das zuträglich für sie ist.

Ein anderes Beispiel ökologischer Einzeluntersuchung bieten uns die Unterschiede in der Epharmonie bei unseren gewöhnlichen Fröschen, dem Grasfrosch (*Rana temporaria*) und dem Wasserfrosch (*Rana esculenta*). Sie sind einander äußerlich ähnlich und bewohnen vielfach nebeneinander das gleiche Gebiet. Aber sie sind „bei genauem Zusehen bis in die letzten Winkel ihres Baues verschieden" (NUSSBAUM 1898); daraus folgt, daß auch ihre Leistungen verschieden sind. Nun sollte man glauben, daß bei diesem Haustier der Physiologen alle Daten für die physiologische Vergleichung der beiden Arten reichlich vorhanden seien. Aber weit gefehlt; sie sind für unsere Zwecke ungenügend bekannt. Das liegt an der Verschiedenheit der Fragestellung. Wenn der medizinische Physiologe den Froschmuskel zucken läßt, den Froschnerven reizt, so untersucht er den Muskel, den Nerven; wenn der Zoologe dieselben Versuche anstellt, so untersucht er den Frosch. Meist fehlt bei den Physiologen die Angabe, ob Grasfrosch oder Wasserfrosch untersucht wurde; Alter und Geschlecht sind kaum jemals berücksichtigt. — Dem Ökologen fällt zunächst die Verschiedenheit in der Lebensweise der beiden Froscharten auf; sie kommen nebeneinander vor, aber nicht miteinander, ja sie schließen sich am engeren Biotop aus. Der Wasserfrosch lebt das ganze Jahr im Wasser und verläßt es höchstens auf Sprungweite; der Grasfrosch lebt am Lande und ist nur während der kurzen Laichzeit und während der Überwinterung im Wasser zu finden. Der Wasserfrosch ist wärmeliebend und sonnt sich in der wasserdampfgesättigten Luft nahe dem Wasserspiegel; bei kühler Temperatur, schon im September, ist er träge; erst Ende April oder Anfang Mai verläßt er sein Winterquartier im Bodenschlamm der Teiche und ist schon Mitte Oktober wieder verschwunden. Der Grasfrosch kommt schon im Februar, spätestens Anfang März aus dem Winterquartier ins offene Wasser und geht erst Ende Oktober oder später wieder ins Winterquartier; er flieht die Sonne und liebt den Schatten. Das Wasser verläßt er nach dem schnell durchgeführten Laichgeschäft und kehrt erst im Herbst dahin zurück. Bei dauernder Trocknis birgt er sich in Bodenlöchern; wenn er sich zu solcher Zeit dem Wasser nähert, so geschieht das vorsichtig. So sind die beiden Froscharten nie beisammen; das ist wichtig; denn der Wasserfrosch frißt seinen braunen Vetter, wo er ihn bekommen kann.

Da ist es nun von Bedeutung, daß im Hochgebirge, wo der Wasserfrosch fehlt, der Grasfrosch „das Wasser nach einem im ersten Jugendzustande unternommenen Ausflug kaum wieder verläßt" (BREHM). Es drängt sich die Annahme auf, daß der Grasfrosch vom Wasserfrosch aus dem Wasser verdrängt worden sei. Er ist insofern gar nicht besser als der Wasserfrosch für das Leben außerhalb des Wassers geeignet, als er in trockner Luft sein Wasser wesentlich schneller verliert als der Wasserfrosch (ZEPP). Wohl aber besteht sonst eine Eignung des Grasfrosches für das Luftleben: sein Skelett ist schwerer, seine Muskelmasse bedeutender als bei *esculenta*; die Zahl seiner roten Blutkörperchen ist größer (wie 5 : 4), sein Herz ist um die Hälfte schwerer (3 : 2), was für eine höhere Leistungsfähigkeit spricht (ZEPP). Das kann aber alles das Produkt funktioneller Anpassung sein. Aber trotzdem ist der Wasserfrosch dem Grasfrosch überlegen: seine Muskeln sind flinker in der Zusammenziehung und ermüden weniger schnell; die Leitfähigkeit der Nerven ist beim Wasserfrosch um 12—15 % höher (THÖRNER 1923); das Gehirn und die Augen sind wesentlich größer als beim Grasfrosch (ZEPP). Daher ist der Wasserfrosch stürmischer, reagiert schneller und ist größerer Anstrengungen fähig; er ist der Beherrscher des Wassers, wenn auch sein leichter gebautes Skelett für das Landleben zu schwach ist. Der Grasfrosch verhält sich zum Wasserfrosch wie der plumpe Bauer zum gewandten, durch Sport trainierten Städter. Durch solche Überlegungen kommen wir einem Verständnis des gegenseitigen Verhaltens unserer beiden Froscharten näher, wenn auch vieles noch genauer zu präzisieren bleibt; dabei arbeiten Beobachtung der Lebensweise, vergleichende Morphologie und vergleichende Physiologie zusammen.

In welcher Weise Umwelteinflüsse abiotischer und biotischer Art ineinandergreifen, zeigen uns die Verbreitungsverhältnisse unserer Bachplanarien. In mitteleuropäischen Gebirgsbächen sind im allgemeinen die Planarien derart verteilt, daß in der Quelle und im obersten Bachlauf *Planaria alpina* sitzt, weiter abwärts *Polycelis cornuta*, noch tiefer *Planaria gonocephala*; zwischen den Gebieten benachbarter Arten liegt ein Mischgebiet. Die Grenze dieser Regionen wird durch die Sommertemperatur des Wassers bestimmt. *Polycelis* und mehr noch *Pl. alpina* sind stenotherm kälteliebend, bewohnen also die kühleren Teile des Baches. Aber jede einzelne Art ist nicht so weit verbreitet, als es die ihr erträglichen Grenztemperaturen gestatten würden; vielmehr beschränken sie sich gegenseitig

und mehr verkürzt, es steht daher nicht die genügende Nahrungsmenge für weitere Größenzunahme zur Verfügung.

in ihrer Verbreitung. Denn wo z. B. durch Verschmutzung des Baches in einem Dorf der Verbreitung von *Polycelis* bachaufwärts eine Schranke gesetzt ist, da reicht *Pl. alpina* viel weiter nach unten als in den Nachbarbächen. Diese Beschränkung kommt nicht daher, daß eine Art die andere anfeindet; man kann sie nebeneinander im gleichen Gefäß hungern lassen, ohne daß sie einander anfallen. Vielmehr werden bei starker Abweichung vom Temperaturoptimum die Würmer träge zur Bewegung und Nahrungsaufnahme, und damit wird auch ihre Vermehrung beeinträchtigt; so werden sie allmählich von der für die betreffende Wassertemperatur besser geeigneten Art ausgehungert, nehmen mehr und mehr an Zahl ab und verschwinden schließlich aus den für sie ungünstigen Bachteilen. Hier greifen Temperaturverhältnisse in den Wettbewerb der Arten ein (W. VOIGT).

So begegnen uns in der Ökologie der Tiere vielerlei Geschehnisse, die wir in eine Reihe von Vorgängen auflösen können. Es wird voraussichtlich einmal gelingen, diese Vorgänge auf physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen. Einstweilen sind wir meist noch genötigt, sie zu umschreiben. Wir kennen nicht die physikalisch-chemische Grundlage dafür, daß das Temperaturoptimum für *Pl. alpina* tiefer liegt als für *Polycelis* und für *Pl. gonocephala*; wir wissen nicht, weshalb die Nervenleitung beim Grasfrosch träger ist als beim Wasserfrosch; es bleibt noch zu untersuchen, weshalb der Eintritt der Geschlechtsreife durch niedere Temperatur stärker behindert wird als das Wachstum. Die endgültige Lösung wird uns erst durch vertieftes Eindringen in den Chemismus der Lebewesen gebracht. Wenn wir einmal erkennen werden, welchen Einfluß die Umweltfaktoren auf die chemischen Vorgänge im Protoplasma haben, dann können wir diese ökologischen Erscheinungen wirklich kausal verstehen. Einstweilen aber stehen wir noch in den allerersten Anfängen solcher Forschung; es fehlt noch an den allereinfachsten Tatsachen. Wir wissen zwar, daß die Eiweiße bei verschiedenen Tierarten verschieden sind; aber Genaueres über diese Verschiedenheiten ist uns noch verborgen. Immerhin haben auch hier schon Untersuchungen eingesetzt, und mutige junge Forscher sprechen von einer chemischen Anatomie: ein erfreulicher Ausblick, aber ein weiter Weg. Doch die Arbeit wird beflügelt durch den hoffnungsvollen Glauben an den Erfolg; ihn wollen wir festhalten, auf die Gefahr hin, von Pessimisten und Vitalisten verspottet zu werden als „sehnsuchtsvolle Hungerleider nach dem Unerreichlichen".

## Neue Arbeiten über Organisatoren in der tierischen Entwicklung[1].

Von H. SPEMANN, Freiburg i. Br.

Schon früher habe ich dieser Zeitschrift (1919, 1924) über experimentelle Forschungen von mir und meinen Mitarbeitern berichtet, welche die ursächliche Verknüpfung der frühen Entwicklungsvorgänge zum Gegenstand haben. Bei diesen Untersuchungen hatte sich gezeigt, daß gewisse Teile des jungen Amphibienkeims die Fähigkeit besitzen, andere Teile in ihrer Entwicklung zu bestimmen, derart, daß sie zwischen solche indifferenteren Teile verpflanzt, diese gewissermaßen in ihren Dienst zwingen. Ich nannte sie daher „Organisatoren", und den Keimbezirk, wo diese Organisatoren in jenem frühen Entwicklungsstadium beisammen liegen, das „Organisationszentrum" des Keims.

Diese Forschungen sind seither planmäßig fortgesetzt worden und haben eine Anzahl wichtiger neuer Tatsachen ans Licht gebracht, über welche jetzt kurz berichtet werden soll.

### *I. Umfang des Organisationszentrums.*

Eine der Fragen, welche zunächst zu lösen waren, ist die nach dem Umfange des Organisationszentrums. Zuerst von OTTO und HILDE MANGOLD in Angriff genommen, ist sie nunmehr von H. BAUTZMANN (1926) exakt beantwortet worden. Aus der ganzen Umgebung der eben sich bildenden oberen Urmundlippe wurden Stichproben entnommen und auf ihre Fähigkeit, zu induzieren, geprüft. Ihr Ort wurde bestimmt durch die Entfernung vom Mittelpunkt der oberen Urmundlippe, in Winkelgraden gemessen. Zu dem Zweck schnitt BAUTZMANN mit einer von ihm hierzu konstruierten Doppelnadel (zwei dünne parallele Glasfäden in geringer Entfernung voneinander) schmale ringförmige Streifen, welche den Urmund enthielten, in der zu prüfenden Richtung aus. Ein solcher Ring, z. B. entsprechend der Medianebene der Gastrula, wurde nun in Stücke von je 30°, vom Urmund beginnend, zerlegt. Diese Stücke wurden einzeln je einer Gastrula durch einen Schlitz in die Furchungshöhle gesteckt; im Verlauf der Gastrulation kommen sie so unter das Ektoderm zu liegen und können dort gegebenenfalls eine Medullarplatte induzieren. Auf diese Weise ließ sich ein bestimmter Bereich des Keims über und zu beiden Seiten der oberen Urmundlippe als „Organisationszentrum" abgrenzen.

Dieser Bereich der Gastrula ist nun derselbe, welcher sich in der Folge um die obere und seitliche Urmundlippe herum ins Innere einstülpt und dort zu Chorda und Mesoderm wird. Der Bezirk, welchen W. VOGT (1923, 1925) durch seine schönen Versuche der vitalen Farbmarkierung als präsumptive Chorda und Mesoderm feststellen konnte, deckt sich in weitgehender Annäherung mit dem von BAUTZMANN abgegrenzten „Organisationszentrum".

Dieses Ergebnis kam nicht ganz unerwartet. Daß die Bildung der Medullarplatte vom Dach des Urdarms aus induziert wird, hatte ich schon lange vermutet. A. MARX (1925) wies dann experimentell die Fähigkeit dazu nach, indem er aus einer vollendeten Gastrula ein Stückchen des Urdarmdachs

[1] Vortrag, gehalten in einer allgemeinen Sitzung auf dem X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest.

herausnahm und es einem anderen Keim zu Beginn der Gastrulation in die Furchungshöhle verpflanzte. Dadurch später unter die Epidermis gelangt, induzierte es dort Medullarplatte. Diese Fähigkeit besitzt nun nach den Feststellungen BAUTZMANNS das präsumptive Mesoderm mindestens implicite schon vor der Gastrulation.

Daran schließt sich folgerichtig die Frage, von welchem Entwicklungsstadium an ein bestimmter Keimbereich durch diese Fähigkeit ausgezeichnet ist.

*II. Ursprung des Organisationszentrums.*

Verschiedene Tatsachen sprechen dafür, daß das Organisationszentrum schon sehr früh angelegt ist; wahrscheinlich schon vor Beginn der Furchung, im Zusammenhang mit den Materialverlagerungen, durch welche nach der Befruchtung das sog. graue Feld (grey crescent) entsteht. Ich deute diese Tatsachen nur kurz an.

Wenn man nach Ausbildung der ersten Furche die dorsale Zelle entfernt, also den Teil des Keims, welcher das graue Feld enthält, so entwickelt sich die ventrale Zelle zwar weiter, gastruliert auch, bildet aber keine Achsenorgane. Dasselbe gilt, wenn die Abschnürung noch früher, vor Ausbildung der ersten Furche, vorgenommen wird, wobei dann ein Abkömmling des Furchungskerns durch die dünne Plasmabrücke hindurch wandert (SPEMANN 1914).

Exakter noch ist ein altes Experiment von M. MOSZKOWSKI (1902). Er zerstörte das graue Feld durch Anstich mit der heißen Nadel; das Ei entwickelte sich, gastrulierte auch, bildete aber keine Achsenorgane.

Auch das Experimentum crucis zu diesem Defektversuch läßt sich ausführen, die Transplantation eines kleinen Stücks des befruchteten, ungefurchten Eies. Ein solches Stück Eiplasma läßt sich mit der Mikropipette in die Furchungshöhle eines anderen Keims bringen, und wenn es einen überzähligen Spermakern besitzt, so entwickelt es sich dort weiter. Nimmt man das Stück aus der Randzone, so muß man in einem gewissen Prozentsatz der Fälle das graue Feld treffen. Ein sicheres Ergebnis hat das Experiment bis jetzt nicht gehabt; in einem Fall, wo eine Medullarplatte induziert zu sein schien, starb der Keim ab, ehe er zur Untersuchung auf Schnitten gebracht werden konnte.

Auch gewisse Versuche von O. MANGOLD (1920, 1927) lassen sich in diesem Sinn deuten. Bei ihnen wurden die ersten Furchungszellen gegeneinander verlagert, indem entweder die Blastomeren des Viererstadiums übers Kreuz zur Verschmelzung gebracht wurden oder aber zwei ganze Keime im Zweizellenstadium. Es entstanden je nachdem einheitliche Embryonen von normaler oder von doppelter Größe, oder aber solche mit zwei oder drei Vorderenden. Dieses Ergebnis läßt sich verstehen unter der Annahme, daß schon in jenem Anfangsstadium der Entwicklung Urmund und Organisationszentrum determiniert sind; ja, daß das betreffende Eimaterial schon eine gerichtete Struktur besitzt, welche in die Struktur des späteren Stadiums übergeht.

*III. Struktur des Organisationszentrums.*

Über die Struktur des Organisationszentrums zu Beginn der Gastrulation lassen sich auch schon einige experimentell begründete Angaben machen.

*Längsstruktur.* Zunächst ist die Tatsache von Wichtigkeit, daß die sekundär induzierten Embryonalanlagen zu den Achsenorganen des Wirtskeims sehr verschieden orientiert sein können. Man hätte ja vielleicht erwarten können, daß sie immer mit ihnen gleichgerichtet sind; das hätte man als Wirkung einer gerichteten Struktur des Wirtskeims auffassen müssen, etwa im Sinn der Gradienten (gradients) von CHILD. Nun mag eine solche Struktur vorhanden sein und mitwirken; manches spricht dafür. Sie ist aber sicher nicht ausschlaggebend. Die induzierte sekundäre Anlage kann geradezu quer zur primären stehen; und wenn sie an ihrem Vorderende Hörbläschen trägt, so liegen diese symmetrisch zu ihren Seiten, also vom Wirtskeim aus gesehen das eine vor dem sekundären Medullarrohr, das andere hinter ihm. Daraus folgt, daß der Organisator eine *Längsstruktur* besessen haben muß, welche in der neuen Umgebung erhalten blieb und zunächst die Richtung bestimmte oder mindestens mitbestimmte, in welcher er sich einstülpt, hernach alles Weitere. — Um diese Frage völlig zu klären, müssen Organisatoren von länglicher Form in willkürlich bestimmter Richtung implantiert werden; solche Versuche sind schon früher von B. GEINITZ angestellt und jetzt von mir neu aufgenommen worden.

*Lateralität.* Auch eine Struktur irgendwelcher Art in mediolateraler Richtung, also *Lateralität* nach STREETERS Bezeichnung, kommt dem Organisationszentrum zu; das folgt aus schönen Versuchen von W. VOGT und K. GÖRTTLER aus allerneuster Zeit, deren Ergebnisse mir durch die Freundlichkeit der beiden Forscher mit der Erlaubnis zur Mitteilung schon jetzt zugänglich gemacht worden sind.

W. VOGT (1927) hat an Amphibienkeimen bestimmt abgegrenzte Bezirke in ihrer Entwicklung zurückgehalten, indem er sie durch lokalisierten Sauerstoffmangel oder durch lokalisierte Abkühlung vorübergehend lähmte. Zu letzterem Zweck wurde eine kleine Wanne durch ein dünnes Silberblech in zwei Abteilungen geschieden, die von verschieden temperiertem Wasser durchströmt wurden. In dem Silberblech befand sich eine runde Öffnung, gerade so groß, daß sie durch ein hineingestecktes Amphibienei dicht verschlossen wurde. Dieses entwickelte sich dann in seinen beiden Hälften verschieden rasch, mit scharfer Grenze zwischen den verschieden alten Teilen. Nach beiden Methoden erzielte VOGT Gebilde, welche er als „Alterschimären" bezeichnet. Dieses Experiment leistet also in vollkommenster Weise, was ROUX schon vor langem mit seinen

grundlegenden Anstichversuchen angestrebt und bis zu einem gewissen Grade auch erreicht hat. Im jetzigen Zusammenhang interessieren vor allem die Fälle, wo die linke oder rechte Hälfte des Keims zurückgehalten wurde, und zwar schon vom Zweizellenstadium an. Es entstanden dann nicht etwa seitlich verwachsene Zwillinge, wie nach medianer Einschnürung, vielmehr entwickelte sich ein einfacher Keim, aber zusammengesetzt aus zwei Halbkeimen von sehr verschiedenem Entwicklungsstadium. Daraus schließt VOGT auf eine Halbstruktur der beiden Keimhälften vom Zweizellenstadium an.

K. GÖRTTLER entfernte ein seitliches Stück der oberen Urmundlippe und ersetzte es durch das entsprechende Stück der anderen Seite von einem anderen Keim. Wenn so z. B. im Anschluß an die linke Hälfte der oberen Urmundlippe eine zweite linke Hälfte gesetzt wurde, so entwickelten sich auch zwei linke Hälften der Medullarplatte mit zwei parallel verlaufenden linken Medullarwülsten. Es muß also die linke Hälfte der oberen Urmundlippe eine innere Struktur gehabt haben, welche sie eben zu einer linken machte; sie muß „Lateralität" besitzen.

Dieses Experiment von GÖRTTLER geht also hierin weiter als jenes von VOGT. Während jenes nur auf eine Halbstruktur des ganzen Keims schließen ließ, folgt aus diesem eine Halbstruktur des Organisationszentrums, d. h. des präsumptiven Mesoderms, welches bei der Gastrulation eingestülpt wird und die Medullarplatte induziert. Sollte das ektodermale Material, aus welchem diese entsteht, die präsumptive Medullarplatte, selbst schon eine entsprechende Struktur gehabt haben, so würde sich gerade darin die Übermacht des Organisationszentrums zeigen, daß es diese Struktur in ihr Spiegelbild zu verwandeln vermochte.

*Regionale Struktur.* Noch eine weitere Struktur könnte das Organisationszentrum besitzen: man könnte sie eine regionale Struktur nennen, indem durch sie die einzelnen Regionen sowohl des Mesoderms wie der von ihm induzierten Medullarplatte bestimmt würden. Auch zu dieser Frage liegen schon einige Tatsachen vor, welche weiter führen könnten.

In dem ersten vollkommenen Fall von Induktion, welchen HILDE MANGOLD (1924) erzielte und beschrieb, lagen die Hörbläschen am Vorderende des sekundären Medullarrohrs; es fehlte also das Vorderende des Hirns mit den Augenblasen. Im vorigen Jahre erzielte ich nun aber auch ein isoliertes Gehirn, vorn mit wohlentwickelten Augenblasen, hinten am blinden Hinterende mit zwei angelagerten Hörblasen. Dieses verschiedene Ergebnis der Induktion könnte nun von einer Verschiedenheit der induzierenden Organisatoren herrühren, welche verschiedenen Regionen des Organisationszentrums entnommen worden wären. Dasjenige mesodermale Material, welches später unter den Kopfteil der Medullarplatte zu liegen kommt, könnte „Kopforganisator" sein, das unter den Rumpf gelangende „Rumpforganisator". Das müßte sich leicht prüfen lassen; denn da zuerst der Kopforganisator die obere Urmundlippe passiert, später erst der Rumpforganisator, so braucht man bloß ein Stück vom Umschlagsrand der oberen Urmundlippe in verschiedenen Stadien der Gastrulation zu entnehmen und immer an derselben Stelle eines anderen Keims einzupflanzen, um aus einer etwaigen Verschiedenheit des Ergebnisses auf die verschiedene Beschaffenheit des Organisators schließen zu können. Dieses Experiment wurde im verflossenen Sommer von mir planmäßig durchgeführt; als Ort der Implantation wurde die Mitte der unteren Urmundlippe gewählt, bzw. die Stelle, wo sie entstehen wird. Es ergab sich, daß wohl eine regionale Struktur besteht, daß aber die Verhältnisse in doppelter Hinsicht kompliziert sind. Einmal vermag der Organisator mehr zu induzieren, als ihm normalerweise zukäme; er strebt nach Ganzbildung, verhält sich also wie ein harmonisch-äquipotentielles System im Sinne von DRIESCH. Und dann ist offenbar der Ort der Implantation nicht gleichgültig. Entweder antworten die verschiedenen Regionen des Keims an sich verschieden auf den Induktionsreiz oder aber übt das primäre Organisationszentrum einen Einfluß auf das Organisationsfeld des implantierten Organisators aus. Das Experiment muß also in der Weise vervollständigt werden, daß derselbe Organisator an verschiedenen Stellen eingepflanzt wird. Auch darüber habe ich ein großes experimentelles Material zusammengebracht, dessen Auswertung diese wichtige Frage wohl klären wird.

### *IV. Die Natur der Induktionswirkung.*

Nicht weniger als Umfang, Ursprung und Struktur des Organisationszentrums interessiert die Art seiner Wirkung; aber freilich sind hier unsere Kenntnisse noch in den allerersten Anfängen.

Zunächst läßt sich wohl sagen, daß das induzierende Agens *nicht von ganz allgemeiner Natur* sein kann, wie etwa ein Berührungsreiz; sonst würde ein Stück präsumptive Epidermis oder präsumptive Medullarplatte dieselbe Wirkung ausüben.

Auf der anderen Seite aber ist der induzierende Reiz auch *nicht in engsten Grenzen spezifisch*; das folgt aus schönen Versuchen von B. GEINITZ (1925). GEINITZ verwandte nicht nur Organisatoren derselben Art oder Gattung zur Induktion, also etwa einen solchen von Triton cristatus in Triton taeniatus, sondern sogar solche verschiedener Ordnungen. Ein Organisator von Bombinator induzierte in einem Keim von Triton eine Medullarplatte.

Ganz im unsicheren sind wir noch über die elementarste Frage, *ob* die Induktion *materiell oder dynamisch* vermittelt ist; ob also bestimmte Stoffe oder bestimmte Kraftwirkungen die schlummernden Fähigkeiten in den zu induzierenden Teilen wecken. Im letzteren Fall dürfte wohl nur die lebende Zelle induzieren können; nur von ihr können wir spezifische Kraftwirkungen erwarten. Bestimmte Stoffe dagegen könnten erhalten und wirk-

sam bleiben, auch wenn die lebende Substanz, welche sie erzeugt hat, etwa durch Einfrieren oder Zerquetschen zerstört ist. Derartige Experimente sind vorbereitet.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch zwei allerneuste Feststellungen anführen, die sich den übrigen bisher gemachten noch nicht recht einfügen wollen und gerade deshalb eine wichtige Erweiterung unserer Vorstellungen versprechen.

Die eine Tatsache wurde im Sommer 1926 von O. MANGOLD und mir (1927) gleichzeitig und völlig unabhängig festgestellt; ich möchte sie *homoeogenetische* oder *assimilatorische Induktion* nennen. Wir verpflanzten ein Stück reine Medullarplatte mit der Augenanlage in die Furchungshöhle einer Gastrula; sie sollte im Verlauf der Gastrulation unter die Epidermis zu liegen kommen und sich dort weiter entwickeln; der Augenbecher sollte die Epidermis von innen berühren und sie womöglich zur Linsenbildung veranlassen. Dabei trat nun das Unerwartete ein, daß die Medullarplatte in der Epidermis ihresgleichen induzierte, nämlich Medullarplatte. MANGOLD arbeitete heteroplastisch, ich mit vital gefärbtem Material; dadurch und durch Beobachtung des lebenden Keims ist die Tatsache selbst in zahlreichen Experimenten völlig sichergestellt. Zu ihrer Erklärung kann man bis jetzt nur vermutungsweise so viel sagen, daß das Agens, welches die Medullarplatte erzeugt hat, von ihr wieder abgegeben werden und in geeignetem Material neue Medullarplatte induzieren kann.

O. MANGOLD hat nun in diesem Sommer, wie ich brieflich mit der Erlaubnis der Mitteilung von ihm erfahren habe, die zeitliche Dauer dieses Induktionsvermögens untersucht und dabei eine zweite nicht weniger wichtige Entdeckung gemacht. Die Induktionsfähigkeit rückwärts verfolgend fand er, daß sie mit der Unterlagerung des Ektoderms durch das Mesoderm beginnt; präsumptive Medullarplatte aus der beginnenden Gastrula induziert noch nicht, wie wir ja auch schon durch H. BAUTZMANNS (1926) Untersuchungen wissen. Das Induktionsvermögen tritt im Stadium des Dotterpfropfs auf und erreicht seinen vollen Wert mit der Ausbildung der Medullarplatte. Viel merkwürdiger aber ist sein langes Erhaltenbleiben; noch das funktionierende Gehirn der schwimmenden Larve besitzt es in vollem Maße. Solange bleibt also, kann man vielleicht sagen, ein Residuum des Medullarplatte bildenden Agens erhalten und vermag induzierend auf indifferente Epidermis zu wirken. Das scheint für die chemische Natur dieses Agens zu sprechen.

Die Tatsache erinnert an einen schon seit Jahrzehnten bekannten Fall, der seinerzeit großes Aufsehen erregt hat, an die von COLUCCI und G. WOLFF entdeckte Regeneration der Tritonlinse aus dem oberen Irisrand. Nach den Experimenten, welche H. WACHS (1914) unter meiner Leitung darüber angestellt hat, entwickelt sich die regenerierende Linse unter einem induzierenden Einfluß der Retina, welche also diese Fähigkeit, die sie während einer kurzen Zeit ihrer Entwicklung auszuüben hatte, in den erwachsenen Zustand herübergerettet hat.

Dies scheint kein vereinzelter Fall zu sein. H. BAUTZMANN hat im vergangenen Sommer etwas ganz Ähnliches festgestellt. Er entnahm aus einer Neurula ein Stück Chordaanlage, welche sich soeben deutlich abgrenzen läßt, und pflanzte es einem anderen jungen Keim in die Furchungshöhle und damit unter die Epidermis. Dort induzierte die Chorda eine Medullaranlage. In der Neurula, aus welcher die Chordaanlage stammte, war aber die Medullarplatte schon sichtbar, also seit langer Zeit determiniert. Die Chorda hat sich diese Fähigkeit, zu induzieren, über die Zeitspanne des Bedarfs hinaus bewahrt.

### *V. Die Bedeutung des Induktionsvermögens für die normale Entwicklung.*

Welche Bedeutung hat nun dieses experimentell festgestellte Induktionsvermögen für die normale Entwicklung? Diese Frage soll uns zum Schluß noch kurz beschäftigen.

Es ist durch zahlreiche ältere und neuere Experimente bekannt, daß die Anlage des Auges, der Augenbecher, in fremder Epidermis die Bildung einer Linse induzieren kann; es ist daher im höchsten Grade wahrscheinlich, daß der Augenbecher auch bei der normalen Entstehung der Linse zum mindesten mitwirkt. Man könnte ihn daher den Organisator der Linse nennen. Nun kann aber dieser Augenbecher experimentell auch aus solchem Material hergestellt werden, welches eigentlich Epidermis hätte bilden sollen und erst durch Transplantation an die Stelle gekommen ist, wo ihm von der Umgebung, wohl vom unterlagernden Mesoderm aus, die Entwicklungsrichtung auf Augenbecher hin induziert wird. Alle Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß auch der normale Augenbecher zum mindesten unter Mitwirkung des Mesoderms induziert wird. Selbst durch Induktion entstanden induziert er weiter; er ist also ein *„Organisator zweiter Ordnung"*.

Einen solchen Organisator zweiter Ordnung habe ich nun gemeinsam mit B. GEINITZ (1927) experimentell hergestellt, und zwar auf folgende Weise.

O. MANGOLD (1924) hat bekanntlich Mesoderm aus präsumptivem Ektoderm erzeugt, indem er präsumptive Epidermis der jungen Gastrula so verpflanzte, daß sie bei der Gastrulation mit eingestülpt wurde und an die Stelle von Mesoderm zu liegen kam. Er fand, daß sie dort die Entwicklung ihrer Umgebung mitmacht und je nach ihrer Lage zu Chorda, Urwirbeln, Vorniere wird. Dieses Experiment haben B. GEINITZ und ich wiederholt, mit demselben Erfolg.

Nun hat A. MARX (1925) gezeigt, daß Mesoderm Medullarplatte induzieren kann; auch dieses Experiment ist seither vielfach von uns wiederholt worden.

Sollte nun diese Fähigkeit, zu induzieren, auch jenem Mesoderm zukommen, welches aus ver-

pflanztem Ektoderm entstanden ist? Um dies zu prüfen, kombinierten wir das Experiment von MANGOLD mit dem von MARX; d. h. wir machten Ektoderm durch Verpflanzung zu Mesoderm, nahmen es einige Zeit nach der Einstülpung wieder heraus und verpflanzten es aufs neue in die Furchungshöhle einer jungen Gastrula, so daß es also in der Folge unter die Epidermis des Keims zu liegen kam. Und in der Tat induzierte es dort eine Medullarplatte von großer Vollkommenheit.

Dadurch waren also zwei Entwicklungsvorgänge, die sicher durch Induktion eingeleitet waren, experimentell aneinander gehängt. Es scheint nichts im Wege zu stehen, sich die ganze Entwicklung, zu mindesten des Amphibienkeims, aus solchen durch Organisatoren verbundenen Einzelvorgängen zusammengesetzt zu denken. Die besondere Art des Zusammenhangs wäre in allen einzelnen Fällen noch experimentell festzustellen; im Prinzip aber wäre die alte Streitfrage im Sinn einer streng epigenetischen Auffassung entschieden.

So einfach liegen die Dinge nun aber doch nicht. Darüber zum Schluß noch einige Worte.

Schon die Erfahrungen mit der eigentümlich komplizierten kausalen Verknüpfung der Einzelvorgänge bei der Linsenentwicklung mußten vorsichtig machen. Denn so sicher es festgestellt ist, daß der Augenbecher in fremder Epidermis eine Linse zu induzieren vermag, so fest steht auf der anderen Seite die Tatsache, daß die eigentlichen Linsenbildungszellen sich auch ohne Augenbecher zu einer Linse weiter entwickeln können. Bei einem Objekt wenigstens, bei Rana esculenta, kommen beide Fähigkeiten, von denen die eine überflüssig erscheint, sicher nebeneinander vor. „Doppelte Sicherung" hat BRAUS das im Anschluß an RHUMBLER in einem anderen besonders klaren von ihm entdeckten Fall genannt.

Etwas Derartiges könnte nun auch bei der Determination der ersten Organanlagen eine Rolle spielen. Es könnte also das ektodermale Material, aus welchem Medullarplatte werden soll, von sich aus der induzierenden Wirkung entgegenkommen, welche das unterlagernde Mesoderm ausübt; dieses Entgegenkommen könnte sogar so weit gehen, daß das Material auch ohne Unterlagerung, ja sogar völlig isoliert, zu Medullarplatte wird.

Alle Versuche, welche ich und später namentlich B. GEINITZ in dieser Richtung anstellten — sie sind nicht veröffentlicht worden, haben aber viel Zeit gekostet — hatten ein negatives Ergebnis. Trotzdem mußte diese Möglichkeit immer offengehalten werden.

Dieser Frage ist neuerdings vor allem K. GÖRTTLER (1925, 1926, 1927a und b) auf eigenen, zum Teil neuen Wegen nachgegangen und endlich zu einem klaren positiven Ergebnis gekommen. Von seinen Experimenten, die mir nicht alle gleich überzeugend sind, beschränke ich mich auf das letzte (1927), welches mir das klarste und wichtigste erscheint; es ist mir ebenfalls durch die Freundlichkeit des Autors schon vor der Veröffentlichung zugänglich gemacht worden. Präsumptive Medullarplatte aus einer beginnenden Gastrula wurde in die Epidermis einer Neurula, also eines etwas älteren Keims, verpflanzt. Manchmal entwickelte sich dieses Stück ortsgemäß, also zu Epidermis statt zu Medullarplatte, so wie ich es nach Verpflanzung in einen gleich alten Wirtskeim immer gefunden hatte; manchmal aber wurde es herkunftsgemäß zu Medullarplatte. Für diesen Unterschied im Verhalten fand nun GÖRTTLER — und das ist das wichtigste — auch die Ursache; sie lag in der verschiedenen Orientierung des Implantats. Wurden die Zellverschiebungen, die es am Ort seiner Herkunft durchzumachen gehabt hätte, durch diejenigen der neuen Umgebung nicht gehindert, so entwickelte es sich zu Medullarplatte; es hatte also offenbar die Tendenz dazu schon in sich. Darin kann es nun aber sehr leicht gestört werden; denn wird es in solcher Orientierung eingepflanzt, daß seine normalen Zellbewegungen durch die der neuen Umgebung gehindert werden, so schließt es sich der Entwicklung seiner Umgebung an und wird wie sie zu Epidermis. Wenn so das Ektoderm, welches später von dem induzierenden Mesoderm unterlagert wird, schon vorher (obgleich nicht unwiderruflich) zu Medullarplatte determiniert erscheint, so fragt sich, wann und wie dies geschehen ist. Es wäre durchaus möglich, daß die nach der Unterlagerung stattfindende Induktion nur die Fortsetzung einer solchen ist, welche eingeleitet wurde, solange die Materialien noch flächenhaft nebeneinander lagen (H. SPEMANN und B. GEINITZ, 1927). Andererseits könnte die Disposition zur Bildung von Medullarplatte schon viel früher vorhanden sein. Dieselben Umordnungen des Eiplasmas, durch welche im Anschluß an die Befruchtung das graue Feld, die Grundlage des späteren Organisationszentrums, entsteht, könnten auch spezifisches medullares Material an seine spätere Stelle bringen. Um so merkwürdiger aber wäre es, daß in derselben Richtung dann das unterlagernde Mesoderm wirkt, dessen induzierende Fähigkeit — das darf nicht vergessen werden — so weit geht, daß es aus indifferenter Epidermis ein Hirn mit Augen und Hörblasen hervorrufen und auch die mesodermale Umgebung des Wirtskeims sich angliedern kann.

Nur fortgesetzte Experimente können in dieser wie in den anderen noch offenen Fragen eine Entscheidung bringen.

*Literatur:*

BAUTZMANN, H., Experimentelle Untersuchungen zur Abgrenzung des Organisationszentrums von Triton taeniatus. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **108**, 283—321. 1926.

GEINITZ, B., Embryonale Transplantation zwischen Urodelen und Anuren. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **106**, 357—408. 1925.

GÖRTTLER, K., Die Formbildung der Medullaranlage bei Urodelen. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **106**, 503—541. 1925.

GÖRTTLER, K., Experimentell erzeugte „Spina bifida" und „Ringembryobildung" und ihre Bedeutung für die Entwicklungsphysiologie der Urodeleneier. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **80**, 283 bis 343. 1926.

GÖRTTLER, K., Die Bedeutung der Formbildungsvorgänge am undifferenzierten Urodelenkeim für die Entstehung des Medullarmaterials. Verhand. d. Anat. Ges., 36. Vers., Kiel. Anat. Anz. **63**, Erg.-Heft. 1927a.

GÖRTTLER, K., Die Bedeutung gestaltender Bewegungsvorgänge beim Differenzierungsgeschehen. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **112**, 517–576. 1927b.

MANGOLD, O., Fragen der Regulation und Determination an umgeordneten Furchungsstadien und verschmolzenen Keimen von Triton. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **47**, 250–301. 1920.

MANGOLD, O., Transplantationsversuche zur Frage der Spezifität und der Bildung der Keimblätter. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 199–301. 1923.

MANGOLD, O., und F. SEIDEL, Homoplastische und heteroplastische Verschmelzung ganzer Tritonkeime. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **111**, 593–665. 1927.

MANGOLD, O., und H. SPEMANN, Über Induktion von Medullarplatte durch Medullarplatte im jüngeren Keim, ein Beispiel homoegenetischer oder assimilatorischer Induktion. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **111**, 341–422. 1927.

MARX, A., Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Determination der Medullarplatte. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **105**, 19–44. 1925.

MOSZKOWSKI, M., Zur Analysis der Schwerkraftswirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Arch. f. mikr. Anat. **61**, 348–390. 1902.

SPEMANN, H., Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen. Verhandl. D. Zool.-Ges. Vers. Freiburg 1914, S. 216–221.

SPEMANN, H., Experimentelle Forschungen zum Determinations- und Individualitätsproblem. Naturwissenschaften **7**. 1919.

SPEMANN, H., Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. Naturwissenschaften **12**. 1924.

SPEMANN, H., und HILDE MANGOLD, Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. **100**, 599–638. 1924.

SPEMANN, H., und B. GEINITZ, Über Weckung organisatorischer Fähigkeiten durch Verpflanzung in organisatorische Umgebung. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **109**, 129–175. 1927.

VOGT, W., Eine Methode lokalisierter Vitalfärbung an jungen Amphibienkeimen. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges., Würzburg. Münch. med. Wochenschr. 1923.

VOGT, W., Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **106**, 542–610. 1925.

VOGT, W., Über Hemmung der Formbildung an einer Hälfte des Keimes. (Nach Versuchen an Urodelen.) Verhandl. d. Anat. Ges., 36. Vers. Kiel, Anat. Anz. **63**, Erg.-Heft. 1927.

WACHS, H., Neue Versuche zur WOLFFschen Linsenregeneration. Arch. f. Entwicklungsmech. **39**, 384 bis 451. 1914.

## Die Abhängigkeit der Keimdrüsen vom Zustand des Gesamtkörpers und von der Umgebung[1].

Von H. STIEVE, Halle a. S.

AUG. WEISMANN hat in seinen bahnbrechenden, wahrscheinlich durch die Ausführungen NUSSBAUMS[2] angeregten Ausführungen darauf hingewiesen, daß bei allen höheren Lebewesen die Keimdrüsen eine gewisse Sonderstellung im Körper einnehmen. Während nämlich die übrigen Körperzellen restlos dem Tode verfallen sind, gehen aus den Keimdrüsen Zellen hervor, die ein Lebewesen der gleichen Art entstehen lassen; allerdings nur unter bestimmten günstigen äußeren Umständen und gewöhnlich erst, nachdem sie sich mit einer entgegengesetzt geschlechtlichen Keimzelle vereinigt haben. Die Keimzellen sind es, die den Bestand der Art sichern und durch viele Jahrhunderte, Jahrtausende hindurch die Geschlechter in zusammenhängender Reihe fortpflanzen. Die Keimzellen

[1] Vortrag, gehalten in einer allgemeinen Sitzung auf dem X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest.

[2] NUSSBAUMS Arbeit: Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich, ist im Jahre 1880 erschienen. WEISMANN gebraucht den Ausdruck „Kontinuität des Keimprotoplasmas" zum ersten Male im Jahre 1883 in seinem Vortrage über Vererbung. In diesem Vortrage, auch in dem wesentlich erweiterten, 1892 erschienenen zweiten Abdruck wird NUSSBAUM nicht erwähnt. Wohl aber weist WEISMANN 1885 in seinem Vortrage „Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung" auf die NUSSBAUMsche Arbeit hin und führt folgendes aus: Als erster hat G. JÄGER 1878 den Gedanken ausgesprochen, „daß der Körper der höheren Organismen aus zweierlei Zellen bestehe, aus ‚ontogenetischen' und ‚phylogenetischen' und daß die letzteren, die Fortpflanzungszellen, nicht ein Produkt der ersteren, der Körperzellen sind, sondern daß sie direkt von der elterlichen Keimzelle abstammen". WEISMANN betont dann noch, daß NUSSBAUM offenbar ganz unabhängig von JÄGER auf die nämlichen Gedankengänge gekommen sei und angenommen habe, das gefurchte Ei teile sich „in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art". Mit dieser Annahme von der Kontinuität der Keim*zellen* stützte sich NUSSBAUM auf die wenigen Fälle, in denen tatsächlich eine vollständige Keimbahn nachgewiesen werden konnte. WEISMANN betont aber ausdrücklich, daß eine Kontinuität der Keim*zellen* tatsächlich nur bei ganz wenigen Arten nachzuweisen sei. Bei allen Arten müsse man aber, ganz unabhängig vom Verhalten der Keimzellen eine Kontinuität des Keim*plasmas* annehmen, durch sie sei das Vererbungsgeschehen zu erklären. Diese Anschauung hat WEISMANN dann genau ausgebaut und eingehend begründet. WEISMANN darf also mit vollem Recht als der Vater der Anschauung von der „Kontinuität des Keimplasmas" bezeichnet werden.

sind also, wie WEISMANN ausführt, „potentiell unsterblich" im Gegensatz zu allen übrigen sterblichen Körperzellen, die nur dazu dienen, einem Glied in der Kette der Keimzellen während einer kurzen Zeitspanne günstige Lebensbedingungen zu sichern.

Ich will hier nicht näher darauf eingehen, inwieweit die Ausführungen WEISMANNS in allen Punkten zutreffend sind. Jedenfalls wurden seine Gedankengänge von der Mehrzahl der Forscher begeistert aufgenommen. Der Gegensatz zwischen Keimzellen und Körperzellen wurde allgemein anerkannt. Fußend auf bestimmten Beobachtungen über Vererbungsvorgänge nimmt auch heute noch die Mehrzahl der Forscher an, daß die Keimdrüsen in vieler Hinsicht ganz selbständige Teile des Körpers sind und daß alle die vielen Schädigungen und Veränderungen, welche die mannigfaltigen Einflüsse der Umwelt am Körper eines Lebewesens hervorrufen, spurlos an den Keimzellen vorübergehen, denn diese erhalten die einzelne Art in ihrer bezeichnenden Form mit ganz bestimmten Eigenschaften durch die Jahrtausende hindurch, ganz unabhängig von allen Umgestaltungen, die der einzelne Körper im Verlaufe seines kurzen Lebens erfährt. Eigenschaften also, die während des Lebens neu erworben wurden, werden nicht vererbt, da angeblich die Keimzellen durch Veränderungen des Gesamtkörpers nicht beeinflußt werden können.

Diese Auffassung ist, wie ich gleich hier vorwegnehmen will, nur zum Teil richtig. Zwar steht es fest, daß sich bei engster Auffassung des Begriffes, „erworbene Eigenschaften", also z. B. die Folgen von Verletzungen oder Verstümmelungen nicht unmittelbar auf die Nachkommen vererben. Andererseits aber sind gerade die Keimdrüsen und die in ihnen entstehenden und sich entwickelnden Keimzellen auch Teile des Gesamtkörpers. Sie sind mit ihm durch den Blut- und Säftestrom verbunden, werden von ihm erhalten und ernährt. Deshalb müssen eigentlich alle Veränderungen des Gesamtkörpers, die durch irgendwelche Umwelteinflüsse bedingt sind, auch auf die Keimdrüsen einwirken. Ob sie Veränderungen an ihnen hervorrufen, sei noch dahingestellt. Jedenfalls ist aber der Körper eines jeden Lebewesens eine Einheit und deshalb muß jede Veränderung an irgendeinem Teil dieser Einheit ganz bestimmte Umgestaltungen des Ganzen und aller seiner einzelnen Teile zur Folge haben. Von diesen Folgen sind auch die Keimdrüsen nicht ausgeschlossen, ja, ich werde Ihnen zeigen können, daß die Hoden sowohl als ganz besonders die Eierstöcke, sehr empfindlich gegen jede Veränderung in der Umgebung sind, die auf den Gesamtkörper einwirkt. Häufig genug stellen die Keimdrüsen ihre Tätigkeit als Folge irgendeiner Gesamtschädigung, die den ganzen Körper betrifft, schon dann ein, wenn alle anderen Organe dieses Körpers noch in der gewohnten Weise arbeiten und für unsere Untersuchungen keine erkennbaren Schädigungen aufweisen.

Alle Schädigungen, welche die Keimdrüsen treffen, führen zu Rückbildungen, die je nach der Art der Schädigung verschieden stark sind, aber unabhängig von der Art der Schädigung stets in gleicher Weise verlaufen. Wie SCHINZ und SLOTOPOLSKY (1924) richtig betonen, sind alle Veränderungen an den Keimdrüsen unspezifisch. Allerdings verhalten sich die beiden Geschlechter verschieden. *Die Eierstöcke werden viel leichter und schwerer geschädigt als die Hoden.* Bei allen höheren Arten, nur auf diese sollen sich meine folgenden Ausführungen beziehen, sind zur Zeit der Geburt (oder beim Ausschlüpfen aus dem Ei) in den Eierstöcken alle diejenigen Ureier enthalten, die später jemals abgelegt werden können. Auch unter den günstigsten Bedingungen wird aber immer nur ein ganz kleiner Teil dieser ursprünglich vorhandenen Eier abgelegt, die große Mehrzahl von ihnen geht physiologischerweise während des Lebens zugrunde. Deshalb tritt bei jedem höheren Lebewesen einmal der Zustand ein, daß alle Eierstockseier ausgestoßen oder zugrunde gegangen sind. Da keine neuen Eier mehr gebildet werden können, so ist das Lebewesen dann unfruchtbar. Es sei nur erwähnt, daß im Eierstock eines neugeborenen Mädchens 30 000—40 000 Ureier vorhanden sind. Obwohl von diesen nur ein ganz geringer, nicht einmal der tausendste Teil, während des Lebens ihrer natürlichen Bestimmung zugeführt wird, ist doch im 45.—50. Jahre der Eiervorrat jeder Frau erschöpft, sie wird dann zur Matrone.

Anders beim männlichen Wesen. In seinen Keimdrüsen werden, ist einmal die Geschlechtsreife erreicht, bei den frei lebenden Arten während einer bestimmten Zeit des Jahres, der Brunstzeit, bei den Haustieren und beim Menschen dauernd, neue Samenzellen in großer Menge gebildet, und zwar unter günstigen Bedingungen bis zum Tode. Die männlichen Keimdrüsen unterscheiden sich demnach grundlegend dadurch von den weiblichen, daß sie dauernd imstande sind, neue Keimzellen hervorzubringen.

Als Folge jeder schweren Schädigung, die den Gesamtkörper trifft, gehen in den Keimdrüsen bei beiden Geschlechtern Keimzellen zugrunde, je nach der Art der Schädigung bald mehr bald weniger. Beim Mann kann dieser Verlust wieder ausgeglichen werden, sobald die Schädigung vorüber ist. Die Hoden bilden ja dauernd neue Samenzellen. Beim Weib dagegen ist jeder Verlust unersetzlich, da im Eierstock nach der Geburt keine Eizellen neu entstehen können. Berücksichtigen wir dabei noch, daß die Eierstöcke viel empfindlicher sind als die Hoden, so werden Sie mir zugeben, daß das weibliche Wesen hinsichtlich seiner Fortpflanzungstätigkeit viel mehr gefährdet ist als das männliche.

Bei beiden Geschlechtern aber sind, wie ich schon erwähnt habe, die Keimdrüsen, ungeachtet ihrer Bedeutung für die Erhaltung der Art, Teile des ganzen Körpers, und es ist deshalb eigentlich selbstverständlich, daß irgendwelche Schädigungen,

die den Gesamtkörper treffen, auch auf die Keimdrüsen einwirken müssen. Als schwere Schädigungen kommen vor allem Allgemeinvergiftungen des Körpers in Frage, z. B. durch irgendwelche Stoffe, die zu Genußzwecken in großer Menge eingenommen werden. Beim Menschen werden Hoden sowohl als auch Eierstöcke durch Morphium und Nicotin — HOFSTÄTTER (1925) — beeinflußt. In längerer Versuchsreihe habe ich in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von VACCA (1926) erkannt, daß auch das Coffein, allerdings nur, wenn es in sehr großer Menge gereicht wird, die Keimdrüsentätigkeit beeinträchtigt. Kleinere Mengen, wie sie vom Menschen gewöhnlich genommen werden, bleiben ohne jeden Erfolg.

Am bekanntesten ist hier wohl die schädigende Wirkung des Alkohols. Kleinere Gaben auch dieses Genußgiftes werden, wie die Versuche von ROST und WOLF (1925) lehren, zwar ohne jede Schädigung ihrer Träger lange Zeit hindurch vertragen. Bei größeren Gaben dagegen wird die Tätigkeit der Keimdrüsen sehr wesentlich beeinträchtigt. Ich darf hier auf die bekannten Versuche von STOCKARD (1912) hinweisen. Ich selbst habe Mäuse lange Zeit hindurch mit erheblichen Alkoholmengen gefüttert und dabei festgestellt, daß durch sehr hohe Mengen dieses Rauschgiftes die Keimdrüsen nachweisbar schwer geschädigt werden, daß sogar in den Hoden die Samenbildung vollkommen zum Stillstand kommt. Allerdings konnte ich diesen Erfolg nur mit sehr hohen Alkoholmengen erzielen. Auf den Menschen umgerechnet würde diese Menge einem Genuß von täglich etwa 650 g Alkohol, d. h. 20 l Bier oder 10—12 Flaschen Wein entsprechen (Abb. 1 u. 2).

Noch viel verheerender als die eben genannten Genußgifte wirken Bakterientoxine, wie sie bei schweren Infektionskrankheiten den ganzen Körper überschwemmen. Ich muß hier vor allem auf die am Menschen gesammelten Erfahrungen hinweisen. Es ist bekannt, daß bei schweren Infektionskrankheiten wie Typhus, Ruhr, Diphtherie und Sepsis in den Eierstöcken keine Follikel heranreifen, in den Hoden kein Samen gebildet wird. Dauern die Krankheiten längere Zeit an, so können sie ganz schwere Veränderungen zur Folge haben, die beim Mann meist nach der Genesung wieder ausgeglichen werden, beim Weib aber aus den Gründen, die ich oben angeführt habe, oft genug dauernde Unfruchtbarkeit nach sich ziehen. Als Folge der Krankheit sind dann häufig alle Eierstockseier zugrunde gegangen. Auch von Haustieren ist bekannt, daß ihre Fruchtbarkeit durch Infektionskrankheiten, besonders die Maul- und Klauenseuche, leidet. Auch hier werden die weiblichen Tiere öfter und schwerer geschädigt als die männlichen. Eine Ausnahme scheint bei Mensch und Tier nur die Tuberkulose zu machen, da sie die Tätigkeit der Keimdrüsen oft nicht beeinträchtigt, ja sogar die Geschlechtslust steigern soll. Immerhin ist es wichtig, hier darauf hinzuweisen, daß bei schwerer Tuberkulose, wenigstens beim Menschen, doch auch die Keimdrüsen geschädigt sein können. So fand ich bei zwei Frauen, denen das Kind im 3. Monat wegen schwerer Lungentuberkulose genommen werden mußte. in einem Fall beim Keimling einen vollkommenen Bauchbruch — HINTZSCHE (1927) —, im anderen Fall einen ungemein stark ausgebildeten Wasserkopf.

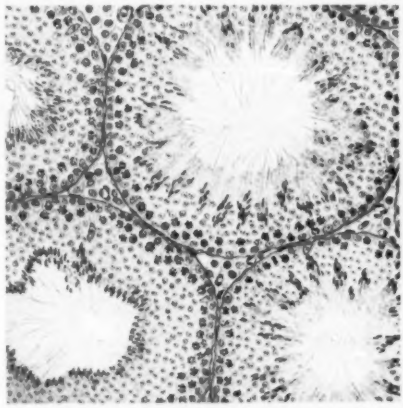


Fig. 1. Schnitt durch den Hoden einer ausgewachsenen, geschlechtsreifen Hausmaus. Vergrößerung 175fach. (Nach H. STIEVE 1923a.)

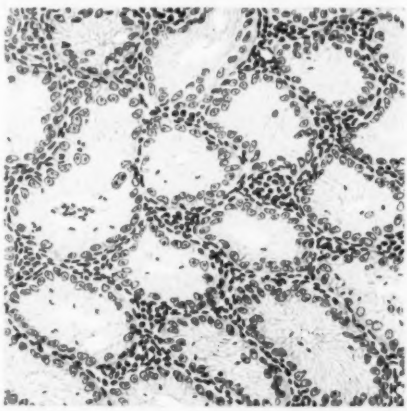


Fig. 2. Schnitt durch den Hoden einer ausgewachsenen, geschlechtsreifen weißen Hausmaus, die schwerstens mit Alkohol vergiftet war. Die Samenbildung ist vollkommen zum Stillstand gekommen. Vergrößerung wie bei 1. (Nach H. STIEVE 1923a.)

Es ist schwer, hier keinen ursächlichen Zusammenhang anzunehmen.

Ich habe zuerst auf die Wirkung von Giftstoffen hingewiesen, die im Körper mit dem Blut- und Säftestrom kreisen und an den Keimdrüsen be-

sonders sinnfällige Veränderungen hervorrufen. In der gleichen Weise wie diese Gifte gelangen alle Nahrungsstoffe, die dem Körper zugeführt werden, auch in die Keimdrüsen und wirken auf sie ein. Wird irgendein Lebewesen lange Zeit hindurch sehr schlecht ernährt, so sehen wir Veränderungen an Hoden und Eierstöcken. Die zahlreichen Beobachtungen über Unterernährung während des Krieges und vor allem die bekannten Untersuchungen STEFKOS (1924) an der hungernden Bevölkerung Rußlands sind hier die besten Belege. Sie zeigen, daß bei vielen solchen, durch jahrelange Unterernährung heruntergekommenen Menschen die Hoden ganz in der Entwicklung gehemmt sind; die Eierstöcke enthalten häufig genug überhaupt keine Follikel mehr, so daß die Frauen dauernd unfruchtbar sind.

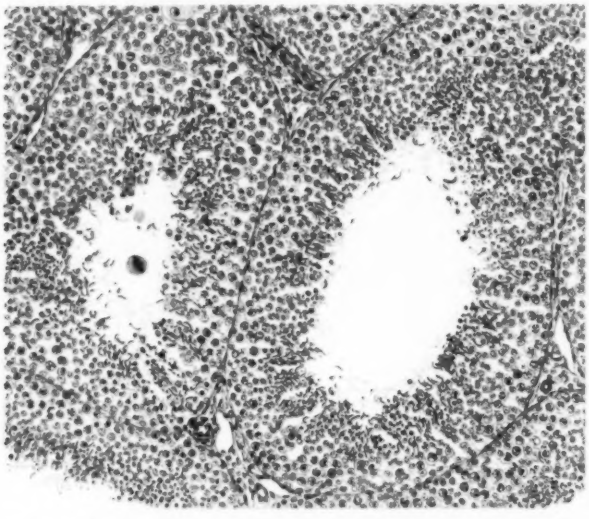


Fig. 3. Schnitt durch den Hoden einer hochbrünstigen Gans. Man erkennt die lebhafte Samenbildung. Vergrößerung 166fach. (Nach H. STIEVE 1926.)

Allerdings läßt es sich sehr schwer entscheiden, ob die von STEFKO festgestellten Veränderungen wirklich nur die Folge der starken Unterernährung sind oder aber, wie STEFKO selbst vermutet, zum Teil auch durch Vitaminmangel hervorgerufen wurden. Wie nämlich die verschiedensten Beobachtungen — ich erwähne nur die Arbeiten ABDERHALDENS (1919) — zeigen, bedarf jedes Lebewesen dauernd ganz bestimmter Stoffe, der Vitamine. Fehlen diese in der Nahrung, so wird nicht nur der Gesamtkörper in schwerer Weise geschädigt, sondern besonders auch die Keimdrüsen. Sie verändern sich dann in der gleichen Weise, wie unter dem Einfluß starker Allgemeinvergiftungen; in den Hoden ruht die Samenbildung, in den Eierstöcken gehen die reifenden Eier zugrunde.

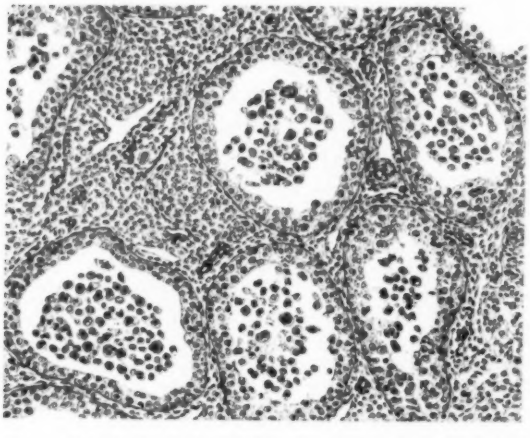


Fig. 4. Schnitt durch den Hoden einer Gans, die nach Eintritt der Hochbrunst gemästet worden war. Die Samenbildung ist zum Stillstand gekommen, massenhaft unreife Samenbildungszellen werden abgestoßen. Vergrößerung wie bei 3. (Nach H. STIEVE 1926.)

In einem gewissen Gegensatz zu diesen ganz schweren, teilweise auch durch Vitaminmangel hervorgerufenen Hungererscheinungen sehen wir, daß im allgemeinen mäßige, aber vitamin- und eiweißhaltige Ernährung die Tätigkeit der Keimdrüsen fördert, während übermäßige, Fett bildende Nahrung sie schädigt oder hemmt. Gärtner wissen recht gut, daß übermäßig stark gedüngte Pflanzen keinen Samen bringen, sie schießen ins Kraut, setzen überhaupt keine Blüten an oder aber die Blüten bringen keinen Samen hervor. Bei Tieren ist der Zusammenhang zwischen Ernährung und Keimdrüsentätigkeit ebenso sinnfällig. So konnte SCHULZ (1906) zeigen, daß bei Hydra infolge von Nahrungsmangel die geschlechtliche Vermehrung zwar gehemmt wird, daß sich gleichzeitig aber die Keimdrüsen frühzeitig entwickeln. Kurzer Hunger beeinträchtigt die Keimdrüsentätigkeit überhaupt nicht, denn wie PETROFF (1897) zeigte, vermehren sich die Follikel-Epithelzellen in den Eierstöcken von Hunden und Kaninchen selbst bei vollkommenem Hunger noch ziemlich lebhaft.

Ich selbst habe an Mäusen, Gänsen und Hühnern festgestellt, daß die Samenbildung

und Eireifung durch spärliche Ernährung nicht leidet, wohl aber durch allzureichliche Fütterung schwer geschädigt werden kann. Tierzüchtern ist ganz allgemein bekannt, daß Mastrassen sich nicht gut zur Zucht eignen, Fruchtbarkeit und Fettansatz lassen sich nicht vereinigen. Den schädigenden Einfluß überreichlicher Ernährung habe ich besonders schön an Gänsen zeigen können (1922), sie lassen sich im besten Sinne des Wortes unfruchtbar mästen.

Zum Beleg dieser Tatsache zeige ich Ihnen hier in Fig. 3 einen Ausschnitt aus dem Hoden einer hochbrünstigen Gans, an dem die ungemein lebhafte Samenbildung zu erkennen ist. Zum Vergleich in Fig. 4 einen bei gleicher Vergrößerung aufgenommenen Ausschnitt aus dem Hoden einer gemästeten Gans, einem Bruder der vorigen. Man erkennt deutlich die schwere Schädigung. Massenhaft unreife Samenbildungszellen werden abgestoßen, nirgends sieht man reife Samenfäden.

Bei weiblichen Gänsen ist der Erfolg der Mast noch viel sinnfälliger. Ich zeige Ihnen hier die Eierstöcke zweier gleichaltriger Gänse, die in der Vorbrunst am gleichen Tage geschlachtet wurden. Beim nicht gemästeten Tier sehen Sie massenhaft wachsende Follikel, der ganze Eierstock ähnelt in seinem Aussehen einer Traube (Fig. 5). Beim gemästeten Tier haben die Follikel sich nicht vergrößert, sondern verharren noch im Ruhezustand.

Sehr deutlich ist auch die schädigende Wirkung der Mast, wenn die Gänse hochbrünstig geworden sind. Sie sehen hier in Fig. 6 den Eierstock einer Gans, die eben zu legen begonnen hatte. Sie wurde getötet an dem Tage, nachdem sie das erste Ei abgelegt hatte. Sie sehen die vielen großen Eierstockseier, von denen in den nächsten Wochen 15—20 Stück abgelegt worden wären. Zum Vergleich zeige ich Ihnen hier (Fig. 7) den Eierstock einer anderen Gans, der Schwester von der eben besprochenen. Sie wurde gemästet, nachdem sie das zweite Ei abgelegt hatte. Sofort hörte sie auf zu legen, nahm stark an Gewicht zu und wurde nach 40tägiger Mast getötet, ohne daß sie wieder ein Ei abgelegt hatte. Der Eierstock weist starke Rückbildungen und krankhafte Veränderungen auf. Wie ich in anderen Versuchen zeigen konnte, hätte das Tier im gleichen Jahr sicher nicht mehr gelegt, vielleicht wäre es für sein ganzes Leben unfruchtbar geblieben.

Diese Tatsachen zeigen klar und deutlich, wie sehr Eierstocks- und Hodentätigkeit durch die Ernährung beeinflußt werden. Die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen sind schon altbekannt. Besonders seitdem die schönen Untersuchungen MIESCHERS (1897) gelehrt haben, daß beim Lachs während der Vorbrunst die Keimdrüsen vollkommen auf Kosten der Körpermuskulatur ausgebildet werden; das Tier nimmt, während sich die Hoden und Eierstöcke ungeheuer vergrößern, überhaupt keine Nahrung zu sich. Im allgemeinen besteht auch heute noch die Anschauung, daß sich geschlechtstüchtige Lebewesen nicht mästen lassen, weil die Tätigkeit der Keimdrüsen starken Fettansatz verhindert. Dies ist nur bis zu einem gewissen Grade richtig. Zwar neigen verschnittene Tiere mehr zum Fettansatz als geschlechtstüchtige mit volltätigen Keimdrüsen; vor allem deshalb, weil verschnittene Tiere ruhiger sind und gewissermaßen aus Langeweile mehr Nahrung zu sich nehmen. Sie werden eben

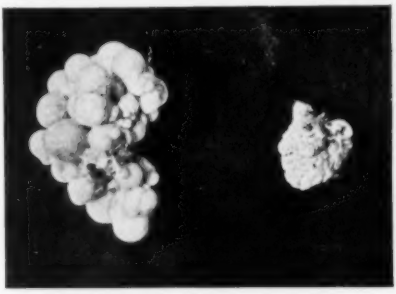


Fig. 5. Links Eierstock einer Gans in der Zeit der Vorbrunst (12. Januar 1922), rechts zum Vergleich der Eierstock einer Gans, die 4 Wochen lang gemästet worden war und gleichfalls am 12. Januar 1922 getötet wurde. Etwa $^{2}/_{3}$ der nat. Größe. (Nach H. STIEVE 1926.)

Fig. 6. Eierstock einer Gans, die getötet wurde an dem Tage, an dem sie das erste Ei abgelegt hatte. Etwa $^{1}/_{2}$ der nat. Größe. (Nach H. STIEVE 1926.)

nicht durch die Beschäftigung mit dem anderen Geschlecht abgelenkt.

Aber einerseits setzt ein verschnittenes Wesen, das sich stark bewegt, niemals besonders viel Fett an und andererseits kann fast jedes geschlechtstüchtige Tier unter besonderen Vorsichtsmaß-

nahmen gemästet werden, allerdings bilden sich bei ihm dann stets die Keimdrüsen zurück. Skopzen und Eunuchen sind keineswegs immer besonders fett. Sie zeichnen sich häufig genug durch besondere Schlankheit aus. Ochsen, die viel arbeiten müssen, sind gewöhnlich magerer als Stiere, die um ihre Geschlechtstüchtigkeit zu erhalten, geschont und besonders eiweißreich ernährt werden. Kapaunen, die frei auf dem Hofe herumlaufen, sich viel bewegen und nach Futter suchen müssen, werden kaum schwerer als Hähne.

Andererseits kann jeder Stier gemästet werden, wenn er im engen Stall gehalten und reichlich gefüttert wird. Auf die Mastversuche an Gänsen habe ich schon hingewiesen. Keine Gans, die gemästet wird, wird verschnitten und doch setzt sie gewaltige Fettmassen an. Die Keimdrüsen bilden sich dabei zurück. Auch die meisten Kapaunen und Poularden sind nicht verschnitten, sie werden nur in sehr engen Käfigen gehalten und zwangsweise stark gefüttert. Dadurch werden die Keim-

Fig. 7. Eierstock einer Gans, die am 1. und 3. Februar 1922 je ein Ei abgelegt hatte, von da ab wurde sie gemästet und legte nicht mehr; am 10. März 1922 wurde sie getötet. Die meisten Eierstockseier befinden sich in Rückbildung. Vergrößerung wie bei 6. (Nach H. STIEVE 1926.)

drüsen geschädigt, sie bilden sich zurück, während gleichzeitig der Körper mit Fett überladen wird.

Bei freilebenden Arten sehen wir gewöhnlich, daß sie vor und während der Brunstzeit stark abmagern, in der Zeit der Geschlechtsruhe aber reichlich Fett ansetzen. An der Abmagerung vor und während der Brunst, die hauptsächlich beim männlichen Tier in Erscheinung tritt, sind nicht nur die Keimdrüsen allein schuld, die sich auf Kosten des übrigen Körpers entwickeln, sondern auch der Umstand, daß brünstige Tiere dauernd nach Weibchen suchen, sie verfolgen und deshalb nur wenig Nahrung zu sich nehmen. In der späteren Geschlechtsruhe nach der Fortpflanzungszeit dagegen führen fast alle freilebenden Arten ein beschauliches Dasein. Gewiß fällt hier auch die zehrende Tätigkeit der Keimdrüsen fort, aber andererseits begünstigt die Ruhe und die zu dieser Zeit meist reichlicher vorhandene Nahrung auch in sehr erheblicher Weise den Fettansatz, der besonders bei winterschlafenden Arten im Herbst oft sehr beträchtlich ist.

Ich habe bisher fast ausschließlich den Erfolg der Gifte und der Ernährung überhaupt auf die Keimdrüsen erörtert, also Einflüsse geschildert, die unmittelbar auf den Gesamtkörper einwirken und den Hoden sowohl als auch den Eierstöcken durch die Blut- und Lymphbahn übermittelt werden. Diese Einflüsse müssen wir als Umwelteinflüsse im weiteren Sinne bezeichnen, denn die Ernährung ist nichts anderes, als ein Umweltfaktor. Aber auch sonst wirkt die Umwelt durch die verschiedenen Reize auf den Körper der Lebewesen ein und macht sich in ihren Erfolgen an der Tätigkeit der Keimdrüsen geltend.

Domestizierte Arten, die Haustiere und der Mensch selbst, werden durch alle möglichen Einrichtungen, Wohnung, Heizung, Kleidung und gleichmäßige Ernährung in weitgehender Weise vor vielen Umwelteinflüssen geschützt, sie sind deshalb fast ausschließlich dauernd brünstig oder befinden sich in der Umgestaltung zur dauernden Brünstigkeit. Freilebende Arten sind im Gegensatz dazu, von ganz wenigen Ausnahmen abgesehen, durchweg periodisch brünstig, sie pflanzen sich nur in einer bestimmten, bei manchen Wesen längeren, bei manchen nur recht kurzen Zeit des Jahres, der Brunstzeit, fort. Bei allen Arten liegt die Brunstzeit so, daß sie die günstigsten Bedingungen für die Aufzucht der jungen Tiere sicherstellt. Bei Vögeln, Reptilien und Amphibien, bei denen die Eier rasch heranreifen, fällt die Brunstzeit gewöhnlich in den Frühling; eine Ausnahme machen hier solche Arten, denen das ganze Jahr hindurch reichlich Nahrung zur Aufzucht der Jungen zur Verfügung steht, wie z. B. Kreuzschnäbel und Tannenhäher[1]. Bei Säugern fällt die Brunst meist so, daß die Jungen im Frühjahr gesetzt werden.

Allen Jägern ist es bekannt, daß der Beginn der Brunst ganz von der Witterung abhängt, ja, daß die schon begonnene Brunst durch einen plötzlichen Witterungsumschlag um Tage und Wochen verschoben werden kann.

Noch viel sinnfälliger macht sich der Einfluß der umgebenden Wärme geltend, wenn irgendeine Art in eine andere Gegend oder gar in einen anderen Erdteil versetzt wird. Fast stets kann man dann Änderungen im geschlechtlichen Verhalten erkennen, manchmal derart, daß die Vermehrung erheblich gesteigert wird, wie z. B. bei den nach Amerika verpflanzten Sperlingen, bei Kaninchen in Australien. Wir haben jetzt gerade Gelegenheit, zu beobachten, in welch verheerender Weise sich die Bisamratte in Europa vermehrt, sicher nicht nur deshalb, weil sie bei uns weniger

[1] Auch vom Wildschwein und sogar vom Wiesel werden ähnliche Angaben gemacht, die aber nur für manche Gegenden zutreffen.

Feinde als in ihrer Heimat hat, sondern vor allem deshalb, weil durch die klimatischen Einflüsse die Tätigkeit der Keimdrüsen erheblich gesteigert wird.

Viel häufiger ist aber das Gegenteil der Fall. Arten, die in andere Gegenden oder Weltteile gebracht werden, pflanzen sich dort weit schlechter oder gar nicht fort; hat es doch selbst lange Zeit gedauert, bis der Kanarienvogel, heute ein Haustier im besten Sinne des Wortes, in Europa zur Paarung schritt. Hier lassen sich viele Beispiele aus der Geschichte der Haustiere anführen, ja, man kann fast sagen, daß die Einbürgerung jeder Art in eine andere Gegend auf größte Schwierigkeiten stößt, weil unter den neuen Verhältnissen die Fortpflanzungstätigkeit leidet. Ganz allgemein sehen wir auch, daß viele freilebenden Arten in der Gefangenschaft sich nicht oder nur schlecht vermehren, obwohl sie unter den denkbar günstigsten äußeren Bedingungen gehalten, gut gepflegt und vor Krankheit und Feinden geschützt und entsprechend ernährt werden. Ich habe zahlreiche solcher gefangenen Tiere aus Zoologischen Gärten untersucht und bei ihnen als einzigen Grund für ihre Unfruchtbarkeit regelmäßig schwere Rückbildungen an den Keimdrüsen feststellen können. Die einzelnen Arten sind dabei verschieden empfindlich. Löwen schreiten in Europa ungemein leicht zur Fortpflanzung, die einheimische Wildkatze fast nie.

Man muß allerdings bei der Beurteilung dieser Tatsachen vorsichtig sein, häufig genug nämlich ist die Unfruchtbarkeit der gefangengehaltenen Arten durch falsche Fütterung bedingt. In der Gefangenschaft werden die Tiere oft zu reichlich oder auch ganz ungeeignet gefüttert und setzen deshalb, auch als Folge der fehlenden ausgiebigen Bewegung, Fett an. Als ein Schulbeispiel dafür, daß in der Gefangenschaft die Fruchtbarkeit leidet, hat schon DARWIN den indischen Elefanten angeführt, der nur in ganz bestimmten Gegenden in der Gefangenschaft gezüchtet wurde. Inzwischen hat er sich des öfteren auch in Europa in den Tiergärten erfolgreich gepaart. Wie mir Herr Prof. ZIMMER mitteilte, waren die gefangenen Elefanten früher hauptsächlich deshalb unfruchtbar, weil man den Männchen Mittel eingab, welche die Hodenentwicklung hemmten. Dadurch wurde die Brunst unterdrückt; man tat dies einfach aus dem Grunde, weil männliche Elefanten während der Brunstzeit zu wild sind, sie können dann überhaupt nicht zur Arbeit verwendet werden. Der Elefant ist also eher ein Beispiel für die Wirkung von Giftstoffen auf die Keimdrüsen und kann nicht mehr als Beispiel für den schädigenden Einfluß des Gefangenlebens überhaupt angeführt werden.

Oft genügt es, wenn eine Art in eine höhere oder tiefere Lage gebracht wird, und sie pflanzt sich nicht mehr fort. Auch vom Menschen wissen wir, daß ein rascher Übergang von höheren in tiefere Lagen genügt, um beim Weib die Menstruation ein- oder mehrmals ausbleiben zu lassen, ein untrüglicher Beweis dafür, daß klimatische Veränderungen auf dem Wege über den Gesamtkörper die Eierstockstätigkeit beeinflussen. Daß Europäer in den Tropen häufig unfruchtbar werden, ist bekannt (NÜRNBERGER 1924), wenngleich der Einfluß der warmen Zonen doch im allgemeinen nicht so schwerwiegend ist, wie früher auf Grund der Angaben VIRCHOWS angenommen wurde. Immerhin läßt sich im Versuch leicht zeigen, wie ungemein schwer hohe Außenwärme die Keimdrüsentätigkeit schädigt. Auch hierfür nur ein Beispiel aus meinen Versuchen (1923). Bringt man Hausmäuse, die bis dahin bei gewöhnlicher Zimmerwärme gehalten wurden, für dauernd in eine Außenwärme von 37°, so stellen sich innerhalb weniger Stunden schwerste Veränderungen an den Keimdrüsen ein.

Sie führen bei männlichen Tieren schon im Verlaufe von einer Woche dazu, daß fast alle Samen-

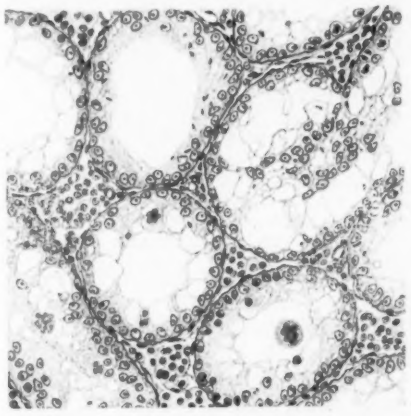


Fig. 8. Schnitt durch den Hoden einer geschlechtsreifen Hausmaus, die 10 Tage lang bei einer Außenwärme von 37° gehalten worden war. Vergrößerung wie bei 1. (Nach H. STIEVE 1923a.)

bildungszellen unreif abgestoßen werden. Die Hoden bieten dann das Bild des vollkommenen Ruhezustandes (Fig. 8). In den Eierstöcken der Weibchen bilden sich beim Aufenthalt in der Hitze die Follikel zurück, sie verfallen der Atresie. Gerade hier erkennt man sehr deutlich den Unterschied im Verhalten der beiden Geschlechter. Rein äußerlich gewöhnen sich die Männchen und Weibchen bald an die hohe Außenwärme und fühlen sich in der neuen Umgebung oft recht wohl. Bei den männlichen Mäusen setzt die Samenbildung zumeist nach einigen Wochen von neuem ein, 3—4 Monate nach Beginn des Versuches bringen sie meist wieder reife Samenfäden hervor und sind wieder fähig, sich zu paaren. Anders bei den Weibchen. Bei ihnen schreiten die Rückbildungen in den Eierstöcken fort, solange bis alle Ureier zugrunde gegangen sind. Mit Recht können die

Tiere dann als *Hitzekastraten* bezeichnet werden (Fig. 9 und 10).

Änderungen in der umgebenden Luftwärme wirken also durch den Gesamtkörper auf die Keimdrüsen ein und zeigen besonders schön die Abhängigkeit von der Umgebung. Aber auch andere Einflüsse kommen noch in gleicher Weise in Frage. Alle diejenigen nämlich, welche bei den höheren Arten das Nervensystem betreffen, jenes feinverzweigte Netzwerk, das den ganzen Körper durchsetzt, alle Organe untereinander und mit dem Gehirn verbindet und so die Tätigkeit der einzelnen Teile regelt. Gerade auf die Keimdrüsen haben Erkrankungen oder Schädigungen des Nervensystems einen ganz ausschlaggebenden Einfluß, dies zeigen die Versuche CENIS (1907). Wird das Gehirn verletzt oder erschüttert, dann leidet der ganze Körper und die Keimdrüsen bilden sich zurück. Aber auch durch jede Veränderung in der Umgebung wird das Nervensystem in tiefster Weise erregt, nicht nur beim Menschen, bei dem diese Tatsache bekannt sein dürfte, sondern auch bei allen höheren Arten. Und diese Erregung macht sich auch in der Keimdrüsentätigkeit geltend.

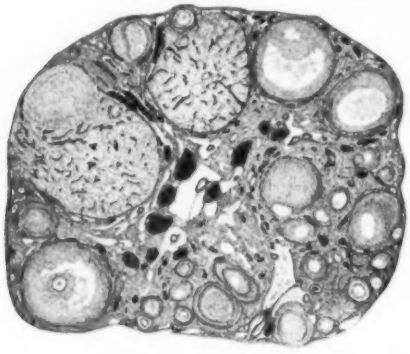


Fig. 9. Schnitt durch den Eierstock einer ausgewachsenen, geschlechtsreifen Hausmaus. Man sieht allenthalben wachsende Eier. Vergrößerung 40fach. (Nach H. STIEVE 1924.)

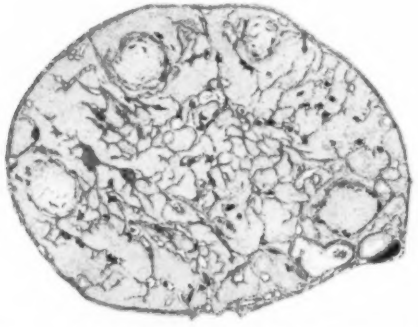


Fig. 10. Schnitt durch den Eierstock einer ausgewachsenen Hausmaus, die 174 Tage lang in einer Außenwärme von 37° gehalten worden war. Alle Eier im Eierstock sind zugrunde gegangen; das Tier ist unfruchtbar. Vergrößerung wie bei 9. (Nach H. STIEVE 1924.)

Schon bei Fischen läßt sich dies zeigen. Bachforellen laichen nur auf reinem Kiesgrunde ab. Werden sie dauernd auf schlammigem Untergrund gehalten — BARFURTH (1886) —, so laichen sie nicht ab, schwere Veränderungen treten an den Eierstöcken ein, die Tiere werden vorübergehend, häufig genug auch dauernd unfruchtbar. Viele im Aquarium gehaltenen Fische schreiten nur schwer zur Fortpflanzung. Trotz regster Liebesspiele legen die Weibchen häufig genug ihre Eier nicht ab. Bringt man solche Fische in anderes Wasser oder erneuert man das Wasser im alten Becken, so werden gewöhnlich die Eier in den nächsten Tagen abgelegt und auch befruchtet. Als Ursache für diese Erscheinung kann man nur Einflüsse annehmen, die das Nervensystem treffen. Besonders empfindlich in dieser Hinsicht sind auch Amphibien. Der gewöhnliche Grasfrosch (Rana esculenta) laicht nie in der Gefangenschaft, selbst wenn die Tiere gepaart eingefangen werden. Bei Molchen, die uns eigentlich immer als besonders stumpfsinnig erscheinen und im Freien in allen möglichen Tümpeln und Wasserlachen laichen, wird die Eiablage nicht nur durch ungeeignete Nahrung, zu hohe oder zu tiefe Wasserwärme und falsche Beleuchtung gehemmt oder unterbrochen, sondern es genügt, wenn das Aquarium ungeeignet eingerichtet ist, so daß sich die Tiere nicht wohl fühlen, und die Eiablage kommt jäh zum Stillstand. Wie weitgehend sich dabei die Keimdrüsen zurückbilden können, zeigen deutlich genug Fig. 10 und 11. Der eine Schnitt durch den Eierstock eines gesunden Molches während der Eiablage, darunter der Eierstock eines Molches, der zwei Monate unter ungünstigen äußeren Bedingungen in der Gefangenschaft gehalten worden war.

Im Gegensatz zu höheren Arten können sich bei den Amphibien auch in den Eierstöcken während des ganzen Lebens noch neue Eizellen bilden, bei ihnen bestehen die grundlegenden Unterschiede im Verhalten der beiden Geschlechter also nicht. Im Zusammenhang damit erkennen wir, daß Amphibien, selbst wenn sie lange Zeit unter ganz ungünstigen Bedingungen gehalten werden, niemals ganz unfruchtbar werden und in natürliche Bedingungen gebracht oder an die neue Umgebung gewöhnt, wieder Eier ablegen, manchmal nach recht langer Zeit der Geschlechtsruhe. So berichtet WOLTERSTORFF (1927), daß sich Molche selbst nach 21jähriger Gefangenschaft zum erstenmal gepaart und fortgepflanzt haben.

Noch tiefgreifender als bei diesen niedrigen Arten wirkt der Einfluß nervöser Reize auf höher entwickelte Tiere mit feinerem Nervensystem ein. Ich weise zunächst darauf hin, daß Haushühner,

die an freien Auslauf gewöhnt waren, im allgemeinen sofort aufhören zu legen, wenn sie in enge Käfige eingesperrt werden (1918a). Sie fühlen sich in diesen Gefängnissen offenbar unbehaglich und ängstigen sich; als Folge davon bilden sich ihre Eierstöcke mehr oder weniger stark zurück. Auch

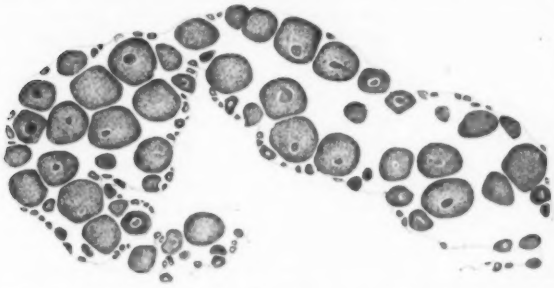


Fig. 11. Schnitt durch den Eierstock eines Wassermolches, der zu Beginn der Laichzeit getötet wurde. Vergrößerung 7fach. (Nach H. STIEVE 1921a.)

Fig. 12. Schnitt durch den Eierstock eines Wassermolches, der zwei Monate lang unter ungünstigen äußeren Bedingungen gehalten worden war und in dieser Zeit nicht laichte. Vergrößerung wie bei 11. (Nach H. STIEVE 1921a.)

hier sind die weiblichen Tiere wesentlich empfindlicher als die männlichen. In der gleichen Weise, d.h. durch den Einfluß äußerer Schädigungen, ist auch die Tatsache zu erklären, daß freilebende Arten sich in der Gefangenschaft, auch wenn kein Klimawechsel stattfindet, nur schwer, oft genug gar nicht fortpflanzen, selbst wenn sie unter günstigsten Bedingungen gehalten werden. Gerade Tiere, die dauernd in nächster Umgebung des Menschen leben und sich durch besondere Fruchtbarkeit auszeichnen, zeigen hier besonderes Verhalten. Feldhasen können kaum längere Zeit in der Gefangenschaft gehalten werden und paaren oder vermehren sich niemals im Käfig. Alt eingefangene Sperlinge verhalten sich ebenso. Häufig genug ängstigen sie sich, ebenso wie alt eingefangene Feldhasen, innerhalb weniger Tage zu Tode. Bleiben sie am Leben, so sind sie unfruchtbar; die dauernde Erregung, die Angst schädigt sie, und die Schädigung wirkt auf die Ei- und Samenbildung ein. Auch alte Dohlen, die während der Paarungszeit eingefangen werden, gehen gewöhnlich innerhalb weniger Tage zugrunde (1918).

Auch vom Menschen ist der Einfluß nervöser Reize auf die Geschlechtstätigkeit bekannt. Bei Frauen bleibt als Folge starker seelischer Erregung häufig genug die Regel kürzere oder längere Zeit aus. Ich erinnere hier nur an die Kriegs-Amenorrhöe. Auch beim Mann wird die Samenbildung durch starke Erregung verzögert oder ganz gehemmt. Dies konnte ich an mehreren Verbrechern beweisen (1924a). — Ich zeige Ihnen hier nur den Schnitt aus den Keimdrüsen eines Verbrechers, der vierzehn Tage lang durch die Polizei verfolgt wurde, bis er seinem Leben selbst ein Ende machte. Bei dem sonst vollkommen gesunden Menschen befinden sich die Hoden ganz im Zustand der Ruhe, und die zahlreichen unreif abgestoßenen Zellen und Samenfäden, die sich noch im Nebenhoden finden, beweisen klar, daß die Rückbildungen erst in den letzten Wochen vor sich gegangen sind (Fig. 13 und 14).

Andererseits können aber gerade durch die Umwelt bedingte nervöse Reize, welche das Allgemeinbefinden eines Lebewesens günstig beeinflussen, auf die Geschlechtsdrüsentätigkeit fördernd einwirken. Gesunde, gut gehaltene, kräftige Tiere sind fruchtbar und eignen sich gut zur Zucht. Auch beim Menschen wirken günstige äußere Verhältnisse, welche die Stimmung günstig beeinflussen, offenbar fördernd auf die Keimdrüsentätigkeit ein.

Unter den Umwelteinflüssen, welche das Nervensystem der höheren Arten beeinflussen, wirkt derjenige am stärksten, der vom entgegengesetzten

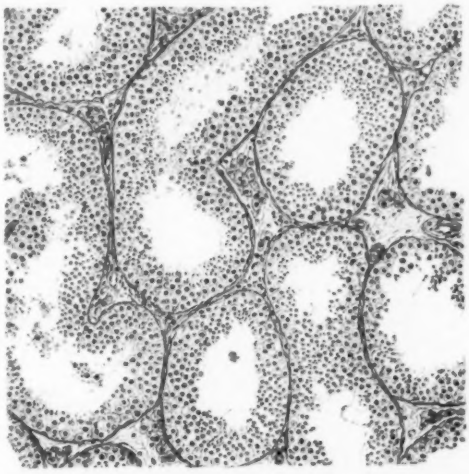


Fig. 13. Schnitt durch den rechten Hoden eines 34jähr., gesunden Mannes. Man sieht allenthalben lebhafteste Samenbildung. Vergrößerung 100fach. (Nach H. STIEVE 1926a.)

Geschlecht der gleichen Art ausgeht. Auch dieser Reiz, der Artreiz, gehört zu den Umwelteinflüssen, die auf dem Wege über den Gesamtkörper durch die Sinnesorgane auf die Keimdrüsen selbst wirken.

Ich meine hier nicht den Umstand, daß der Geschlechtstrieb als solcher ganz allgemein durch die Anwesenheit des entgegengesetzten Geschlechts ausgelöst oder gesteigert wird. Auf diese Tatsache habe ich hier nicht näher einzugehen. Kurz besprechen muß ich aber diejenige Wirkung, die vom Männchen oder Weibchen ausgeht und die Keimdrüsen des entgegengesetzten Geschlechts zur Tätigkeit anregt.

Bekannt ist hier die Tatsache, daß bei manchen Arten, so besonders bei Katzen und Kaninchen, die Eier nur während oder unmittelbar nach der Paarung aus dem Eierstock ausgestoßen werden, nur dann platzen die Follikel (BONNET 1920). Paart sich das weibliche Tier nicht, so bilden sich die ungeplatzten Follikel zurück, das Weibchen wird dann für kürzere oder längere Zeit steril. Auch beim Menschen kann die Eireifung und vor

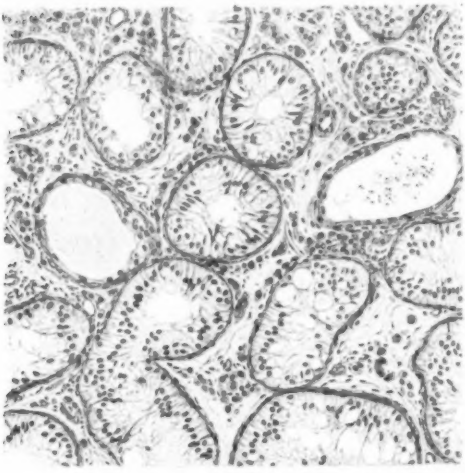


Fig. 14. Schnitt durch den rechten Hoden eines 32jähr. Verbrechers, der vierzehn Tage lang durch die Polizei verfolgt worden war, und dann Selbstmord verübte. Die Hodentätigkeit ist vollkommen zum Stillstand gekommen. Vergrößerung wie bei 13. (Nach H. STIEVE 1926a.)

allem der Follikelsprung durch den Geschlechtsverkehr zumindest gefördert werden (STIEVE 1926). In diesen Fällen wird also die Eierstockstätigkeit unmittelbar durch den vom Männchen ausgehenden nervösen Reiz gefördert. Im allgemeinen sehen wir allerdings, daß dies nicht der Fall ist, daß gerade die Tätigkeit der Eierstöcke sich unabhängig vom Geschlechtsverkehr wie von der Anwesenheit eines Männchens überhaupt abwickelt, daß die Brunst beim weiblichen Tier zwar abhängig von der Umgebung, d. h. von der Ernährung und den Witterungsverhältnissen, aber unabhängig vom Männchen eintritt.

Bei vielen Arten, besonders den Amphibien und Sauropsiden, gilt das gleiche auch für die Männchen, bei denen sich die Hoden in der Vorbrunst unabhängig von der Anwesenheit des Weibchens entwickeln. Das Männchen sucht das Weibchen erst auf, wenn reife Samenfäden in seinen Hoden oder Nebenhoden enthalten sind.

Und doch kann die Hodentätigkeit auch durch die Weibchen beeinflußt werden. Bei Haushähnen ist die Samenbildung weit lebhafter, wenn die Tiere mit Hennen zusammen gehalten werden, also Gelegenheit haben zu treten. Bei Hähnen, die unter sonst gleichen Bedingungen allein oder nur mit anderen Hähnen zusammen gehalten werden, ist das Bild des Hodens ein ganz anderes, bei ihnen ist die Samenbildung nicht so lebhaft (STIEVE 1926). Das nämliche läßt sich auch bei Säugern zeigen. Zum Beleg dafür will ich hier zum Schluß noch eine Versuchsreihe schildern.

Hauskaninchen sind im allgemeinen dauernd brünstig und pflanzen sich während des ganzen Jahres fort. Bei ausgewachsenen Tieren zeigen die Hoden während aller Monate das nämliche Bild. Die Männchen sind jederzeit, auch während des Winters, fähig zu springen. Hält man aber Kaninchenböcke während des Winters — im Sommer gelingt der Versuch nicht — weit von jedem Weibchen entfernt allein oder nur zusammen mit anderen Böcken, so bilden sich bei einigen von ihnen die Hoden bis zum vollkommenen Ruhezustand zurück. Die Tiere werden dann in gleicher Weise wie die wilden Kaninchen wieder periodisch brünstig. Es handelt sich dabei nicht um eine Schädigung durch Mast oder andere Einflüsse. Die Anwesenheit eines Weibchens genügt, um das Ergebnis des Versuches zu beeinträchtigen. Das Weibchen braucht nur im gleichen Stall zu sein, aber in einem anderen Käfig, und niemals bilden sich dann die Hoden auf den Ruhezustand zurück. Noch deutlicher läßt sich der Einfluß des Weibchens zeigen, wenn man solche Kaninchenböcke mit zurückgebildeten Hoden zu einem Weibchen bringt. Anfangs verhalten sich die Männchen dann vollkommen gleichgültig und doch wird die Samenbildung bei ihnen angeregt, denn nach 1—3 Wochen springt der Bock und befruchtet auch.

Die Anwesenheit des Weibchens wirkt hier also auf die Tätigkeit der Hoden ein; sie fördert ganz allgemein die Samenbildung, und zwar nicht nur durch den Geschlechtsakt selbst, wie oben im Fall der Hähne, sondern auf dem Wege über das Nervensystem, ausschließlich durch den Geruchssinn, der bei den meisten Säugern eine große Rolle im Geschlechtsleben spielt. Auch hier will ich nicht auf Einzelheite.. eingehen, sondern nur erwähnen, daß auch beim Menschen die Entwicklung der Hoden vom Geruchssinn beeinträchtigt wird. Männer, denen angeborenerweise das Geruchsempfinden fehlt, weil der Lobus olfactorius im Gehirn schlecht oder gar nicht entwickelt ist — WEIDENREICH (1914) —, sind unfruchtbar, sie bleiben infantil.

Alle diese Beobachtungen und Versuche, über die ich soeben kurz auszugsweise berichtet habe, lehren deutlich, daß die Keimdrüsen beim Männchen wie beim Weibchen in weitestem Maße vom Zustand des Gesamtkörpers abhängig sind, der seinerseits wieder durch die Umgebung im weitesten Sinne beeinflußt wird. Ich habe Ihnen gezeigt, wie durch die Ernährung, durch die Außenwärme, durch klimatische Einflüsse und schließlich noch durch alle diejenigen Reize, die das Nervensystem beeinflussen, der Gesamtkörper jedes Lebewesens, ganz allgemein gesprochen, beeinflußt wird. In vielen Fällen zeigt sich der Erfolg dieses Einflusses zuerst am Verhalten der Keimdrüsen. Sie stellen ihre Tätigkeit ein, lange bevor noch an irgendeinem anderen Körperteil mit unseren Untersuchungsmitteln Veränderungen zu erkennen sind.

Die Keimdrüsen sind also bei beiden Geschlechtern besonders empfindlich gegenüber allen Umwelteinflüssen, die stets auf dem Wege über den Gesamtkörper auf sie einwirken. Sie sind demnach keinesfalls so selbständig, wie dies auf Grund der WEISMANNschen Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas vielfach fälschlicherweise angenommen wird.

Die Veränderungen, die bei meinen Versuchen an den Keimdrüsen auftraten, waren stets, wenn ich mich so ausdrücken darf, sehr grob, so deutlich, daß die Samen- und Eireifung ganz oder doch teilweise zum Stillstand kam. Die Mehrzahl dieser Versuche sind demnach für reine Vererbungsforschung nicht ohne weiteres zu verwenden. Immerhin konnte ich doch auch (1923a) zeigen, daß einige Veränderungen der Haut, die bei Mäusen als Folge der hohen Außenwärme auftraten, bei den Jungen zum Teil in gleicher Weise vorhanden waren, wenn die Paarung der Eltern in hoher Außenwärme erfolgt war, auch dann, wenn die Jungen bei Zimmerwärme geworfen wurden. Das nämliche haben auch die Versuche von PRZIBRAM (1910) gelehrt. Wenn außerdem die jungen Hühner, bei deren Eltern CENI (1907) Eingriffe am Gehirn vorgenommen hatte, vielfach Mißbildungen aufwiesen, so lehrt auch diese Tatsache klar, daß die Erbmasse als solche durch den Eingriff beeinflußt wurde. Ich selbst habe durch Coffeineinspritzungen bei Kaninchen nicht nur erreicht, daß viele der Versuchstiere unfruchtbar wurden, sondern in manchen Fällen auch feststellen können, daß durch die Vergiftung der Eltern die Nachkommen in schwerster Weise geschädigt wurden. Die meisten Jungen von mit großen Coffeinmengen behandelten Eltern starben kurze Zeit nach der Geburt oder entwickelten sich nur zu ganz kümmerlichen Lebewesen (Fig. 15).

Die Vererbungsforscher beschäftigen sich heute fast ausschließlich damit, neue mendelnde Eigenschaften zu entdecken und versuchen die verschiedensten Springformen und ihr Verhalten beim Erbgang mit dem Verhalten der Kernschleifen in Einklang zu bringen. Bis jetzt kann dieser Versuch als mißglückt bezeichnet werden, denn alle die vielen Arbeiten, die sich mit diesen Fragen beschäftigen, bauen sich heute ausschließlich noch auf Hilfsannahmen auf (1922). — Im Strudel dieses „Chromosomen-Mendelismus" (FICK 1924) ist die Tatsache ganz untergegangen, daß jedes Lebewesen nicht nur ererbte Eigenschaften besitzt, sondern auch von der Umwelt abhängt, ja, daß praktisch für Mensch und Tier die Umwelteinflüsse von mindestens ebenso hoher Bedeutung sind wie die vererbten Eigenschaften; denn die Umwelteinflüsse lassen sich ändern, verbessern, während das Erbgut, das einem Lebewesen mitgegeben ist, nicht mehr grundsätzlich verändert werden kann.

Alle die vielen, zum großen Teil ungemein wichtigen Ergebnisse der verschiedenen Vererbungsversuche prüfen stets den Erbgang einzelner oder auch mehrerer ganz bestimmter Eigenschaften, die den Eltern eigentümlich waren, in ihrem Verhalten bei der Nachkommenschaft. Die Ergebnisse dieser Forschungen lehren uns zwar deutlich, wie die Nachkommenschaft eines bestimmten Elternpaares während einiger Geschlechter beschaffen sein wird, sie geben uns aber keine Antwort auf die Frage, wie und warum sich die Arten im Verlaufe der Jahrtausende und Jahrmillionen umgestaltet, zu den Formen entwickelt haben, die wir heute kennen. So wenig ein Baumeister, wenn er die Zusammensetzung eines einzelnen Bausteines auch noch so genau überprüft und erforscht, aus der dabei gewonnenen Erkenntnis den Aufbau eines Prachtbaues, wie z. B. des Kölner Doms, versteht, so wenig können wir die Entstehung und Umwandlung der Arten aus den Ergebnissen aller der Vererbungsversuche verstehen, die sich auf einige wenige Geschlechter, und wären es auch mehrere Hundert, erstrecken. Die Arten haben sich im Laufe der Zeiten unter dem Einfluß der Umgebung umgewandelt und diesen Einfluß in der Zukunft mehr als bisher zu würdigen, muß unsere Aufgabe sein.

Ich will hier nicht auf die vielumstrittene Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften ein-

Fig. 15. Zwei gleichaltrige Würfe von Russenkaninchen. Die drei Tiere links stammen von einem Weibchen, das mit Coffein behandelt worden war, die drei Tiere rechts von einem nicht behandelten Weibchen. (Noch unveröffentlichte Versuche.)

gehen, das eine muß ich aber als sicher betonen, daß die Keimdrüsen jedes Lebewesens in ihrer Tätigkeit abhängig sind vom Zustand des Gesamtkörpers, der sie trägt und ernährt und durch ihn auch abhängig sind von der Umgebung, von den vielen Umweltseinflüssen, denen der Gesamtkörper dauernd preisgegeben ist. Ihre höchste, für die Nachkommen vorteilhafteste Tätigkeit können die Keimdrüsen nur dann entfalten, wenn sie gesund sind, nicht geschädigt durch die Umwelteinflüsse und durch den Gesamtkörper. Nur dann werden die jungen Wesen, die sich aus den gesunden Keimdrüsen entwickeln, ihrerseits wieder gesund sein. Wenn durch Umwelteinflüsse auch keine *wirklich neuen* Eigenschaften entstehen können, so müssen wir doch als ganz sicher annehmen, daß die Beschaffenheit der Nachkommen in hohem Maße von den Einflüssen abhängt, die ausgehend von der Umgebung auf die Eltern eingewirkt und deren Keimdrüsen in günstiger oder ungünstiger Weise beeinträchtigt haben. Ich glaube, daß diese Tatsachen auch in praktischer Hinsicht für den Züchter wie für den Arzt gerade in unserer Zeit der Überkultur mit ihren vielen schädigenden Wirkungen von nicht minder hoher Bedeutung sind wie die Ergebnisse der vielen Mendelversuche der letzten Jahre, die doch immer nur zeigen, daß alle oder fast alle Eigenschaften dem gleichen Erbgang unterliegen, aber niemals aufklären können, in welcher Weise sich die Arten im Verlaufe der Weltgeschichte umgestaltet haben und noch immer umgestalten.

*Erwähnte Arbeiten:*


ABDERHALDEN, E., Studien über den Einfluß der Art der Nahrung auf das Wohlbefinden des einzelnen Individuums, seine Lebensdauer, seine Fortpflanzungsfähigkeit und das Schicksal der Nachkommenschaft. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **175**. 1919.

BARFURTH, D., Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Arch. f. mikroskop. Anat. **27**. 1886.

BONNET, R., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 4. Aufl., S. 35. Berlin: Paul Parey 1920.

CENI, C., L'influence des centres corticaux sur les phénomènes de la génération et de la perpétuation de l'espéce. Recherches expérimentales. Arch. ital. di biol. **48**. 1907.

CENI, C., Die Genitalzentren bei Gehirnerschütterung. Arch. f. Entwicklungsmech. **39**. 1914.

FICK, R., Einiges über Vererbungsfragen. Abh. d. preuß. Akad. d. Wiss. Physikal.-mathem. Kl. 1924, Nr. 3.

HINTZSCHE, E., Bauchbruch bei einem 20 mm langen menschlichen Keimling. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch. **10**. 1927.

HOFSTÄTTER, R., Die rauchende Frau. Eine kritisch psychologische und soziale Studie. Wien-Leipzig: Verlag von Hölder und Pichler Tempsky 1925.

JAEGER, G., Lehrbuch der allgemeinen Zoologie. 2. Abteilung. Leipzig 1878.

MIESCHER, Histochemische und physiologische Arbeiten. Leipzig: F. C. W. Vogel 1897.

NUSSBAUM, M., Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. f. mikroskop. Anat. **18**. 1880.

NÜRNBERGER, L., Sterilität. In HALBAN-SEITZ Biologie und Pathologie des Weibes Bd. III, Lfg. 9. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1924.

PETROFF, Veränderungen in den Eierstöcken der Kaninchen und der Hunde bei vollständigem Hunger. Dr.-Arbeit St. Petersburg 1897.

PRZIBRAM, Übertragung erworbener Eigenschaften bei Säugetieren. Versuche mit Hitzeratten. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforscher u. Ärzte, 81. Versammlung in Salzburg. — Experimental-Zoologie Bd. 3: Phylogenese inkl. Heredität. Wien und Leipzig 1910.

ROST, E., und G. WOLF, Zur Frage der Beeinflussung der Nachkommenschaft durch Alkohol im Tierversuch. Arch. f. Hyg. **25**. 1925.

SCHINZ, HANS R., und BENNO SLOTOPOLSKY, Beiträge zur experimentellen Pathologie des Hodens und zur Histologie und Histogenese des normalen Hodens, der Hodenatrophie und der Hodennekrose. Denkschriften d. Schweizerischen Naturforschenden Ges. **61**. 1924.

SCHULZ, Über Reduktionen: II. Über Hungererscheinungen bei Hydra fusca L. Arch. f. Entwicklungsmechanik **21**. 1906.

STEFKO, W. H., Über die Veränderungen der Geschlechtsdrüsen des Menschen beim Hunger. Die Sterilisation der Bevölkerung unter dem Einfluß von Hunger. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. **252**. 1924.

STIEVE, H., Die Entwicklung des Eierstockseies der Dohle (Colaeus monedula). Ein Beitrag zur Frage nach den physiologischerweise im Ovar stattfindenden Rückbildungsvorgängen. Arch. f. mikroskop. Anat. **92**, Abt. II. 1918.

STIEVE, H., Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (Gallus domesticus). Arch. f. Entwicklungsmech. **44**. 1918a.

STIEVE, H., Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. Ein Beitrag zur Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften und der Parallelinduktion. Archiv f. Entwicklungsmech. **49**. 1921a.

STIEVE, H., Neuzeitliche Ansichten über die Bedeutung der Chromosomen unter besonderer Berücksichtigung der Drosophilaversuche. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **24**. 1922.

STIEVE, H., Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. I. Mastversuche an männlichen Gänsen. Arch. f. Entwicklungsmech. **52**. 1922a. — II. Beobachtungen und Versuche an männlichen Hausmäusen und an männlichen Feldmäusen, zugleich ein weiterer Beitrag zur Zwischenzellenfrage. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **99**. 1923. — V. Weitere Untersuchungen und Versuche an männlichen und weiblichen Gänsen sowie an Haushähnen. Zeitschr. f. mikroskop.-Anat. Forsch. **5**. 1926.

STIEVE, H., Der Einfluß des Alkohols auf die Samenbildung der Hausmaus. Naturwissenschaftl. Korrespondenz **1**. 1923.

STIEVE, H., Der Einfluß höherer Außentemperatur auf die Keimdrüsen der Hausmaus. Verhandl. d. anat. Ges. a. d. 32. Tagung in Heidelberg. 1923a.

STIEVE, H., Kastration durch Hitze mit nachfolgender Wucherung des Keimepithels. Zeitschr. f. mikroskop. anat. Forsch. **1**. 1924.

STIEVE, H., Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen.

III. Beobachtungen an menschlichen Hoden. Zeitschrift f. mikroskop.-anat. Forsch. 1. 1924a.

STIEVE, H., Die regelmäßigen Veränderungen der Muskulatur und des Bindegewebes in der menschlichen Gebärmutter in ihrer Abhängigkeit von der Follikelreife und der Ausbildung eines gelben Körpers, nebst Beschreibung eines menschlichen Eies im Zustande der ersten Reifeteilung. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch. 6. 1926 b.

STIEVE, H., Unfruchtbarkeit als Folge unnatürlicher Lebensweise. Ein Versuch, die ungewollte Kinderlosigkeit des Menschen auf Grund von Tierversuchen und anatomischen Untersuchungen auf die Folgen des Kulturlebens zurückzuführen. München: Verlag von J. F. Bergmann. 1926 a.

STOCKARD, CH., An experimental study of racial degeneration in mammals treated with alcohol. Arch. of internal med. 10. 1912.

STOCKARD, CH., Alcohol as a selective agent in improvement of racial stock. Brit. med. journ. 2. 1922.

VACCA, G., Ricerche sulle alteratione testicolari nell' avoelenamento sperimentale de coffeina. Arch. di farmacol. sperim. e. scienze. aff. 42. 1926.

WEIDENREICH, Über partiellen Riechlappendefekt und Eunuchoidismus beim Menschen. Verhandl. d. anat. Ges. auf d. 28. Versammlung in Innsbruck — auch in Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 18. 1914.

WEINGAND, K., Zucht des japanischen Feuerbauchmolches (Triton [Cynops] pyrrhogaster). Mit Bemerkungen von WOLTERSTORFF. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde 36, Nr. 15. 1927.

WEISMANN, A., Über die Vererbung. Rede anläßlich der Übergabe des Prorektorates in der Aula der Universität Freiburg am 21. Juni 1883.

WEISMANN, A., Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena: G. Fischer 1885. (Beide Vorträge in 2. Auflage erweitert und ergänzt abgedruckt in WEISMANN, A., Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena: G. Fischer 1892.)

## Die Sinnesphysiologie der Bienen[1].

Von K. v. FRISCH, München.

Wenn ich Ihnen von den Ergebnissen 15jähriger Arbeit über die Sinnesphysiologie der Bienen in einer halben Stunde berichten soll, so kann ich nicht daran denken, Ihnen die Resultate mit einiger Vollständigkeit zu unterbreiten. Ich beschränke mich darauf, die *Methoden* darzulegen, in der Hoffnung, daß ihre Einfachheit zur Nachahmung und zu weiterem Ausbau anregen möchte, und einige Resultate in ihren *biologischen Zusammenhängen* klarzustellen, die zu erkennen doch ein letztes Ziel naturwissenschaftlicher Forschung bleibt.

Ausgangspunkt meiner Bienenarbeiten war die Untersuchung des *Farbensinnes*. v. HESS hatte die überraschende Behauptung aufgestellt, daß die Fische und alle wirbellosen Tiere, im besonderen auch die Bienen, total farbenblind seien. Die für jeden Biologen offenbare Unwahrscheinlichkeit solchen Verhaltens forderte zu erneuter Prüfung heraus. Wir wissen heute, daß jene These von der Farbenblindheit der Tiere auf einem Trugschlusse beruht hat.

Zum Nachweis des Farbensinnes locken wir im Freien eine Schar von Bienen auf einen Versuchstisch und füttern sie mit Zuckerwasser aus einem Uhrschälchen, das auf farbigem, z. B. blauem Papier steht. Die Bienen saugen sich voll, fliegen in den Heimatstock, entledigen sich dort ihrer Bürde und kehren sogleich an die Futterstelle zurück. Der Umstand, daß sie sich, eben gesättigt, durch Erbrechen der Nahrung in den Hungerzustand zurückversetzen und alle 4—5 Minuten von neuer Begehrlichkeit an den Futterplatz getrieben werden, macht sie für unsere Absichten so geeignet und bietet die Möglichkeit, sie in kurzer Frist auf eine Farbe zu „dressieren". Wir legen auf die Tischplatte rings um das Farbpapier in schachbrettartiger Anordnung quadratische graue Papiere von verschiedenster Helligkeit, aber von gleicher Form und Größe wie das blaue Blatt. Nur das letztere trägt ein gefülltes Futterschälchen. Mit Rücksicht auf das gute Ortsgedächtnis der Bienen verändern wir häufig den Platz des Farbpapieres mit dem Futter in der Gesamtanordnung.

Etwa am folgenden Tage können wir den entscheidenden Versuch machen: Alle bisher benützten, zum Teil von den Bienen beschmutzten Papiere werden entfernt. Auf der Tischplatte legen wir eine Serie reiner grauer Papiere, die in 15 Abstufungen von Weiß zu Schwarz führt, in beliebiger Helligkeitsfolge zu einem Schachbrettmuster zusammen und fügen an irgendeiner, vom Orte der letzten Fütterung abweichenden Stelle ein reines blaues Papier ein. Um jede, von den Papieren vielleicht ausgehende Duftwirkung auszuschalten, decken wir über die gesamte Anordnung eine Glasplatte. Auf diese wird über jedes der 16 Papiere ein reines leeres Glasschälchen gesetzt. *Die Bienen sammeln sich sofort über dem blauen Feld* und suchen daselbst das leere Schälchen hartnäckig nach dem gewohnten Futter ab[2]. Sie zeigen uns hiermit, daß sie das Blau von allen Grauabstufungen mit Sicherheit unterscheiden können. Man darf nicht einwenden, ein überaus feiner Helligkeitssinn ermögliche es auch einem total farbenblinden Bienenauge, die Farbe an ihrer *Helligkeit* unter den 15 Graustufen herauszufinden. Denn der Versuch, die Bienen auf einzelne Helligkeitsstufen der Grauserie zu dressieren, mißlingt. Sie haben also Farbensinn.

Dieser Farbensinn ist dem des Menschen in einer Beziehung überlegen. Er reicht, wie KÜHN und POHL durch Dressurversuche mit spektralen Lichtern zeigen konnten, weit ins Ultraviolett hinein: die Wellenlängen von 400—300 $\mu\mu$, auf die unser Auge nicht anspricht, werden von den Bienen wahrgenommen und bedeuten für sie sogar eine besondere Reizqualität, verschieden von den Farben des auch für uns sichtbaren Spektral-

[1] Vortrag, gehalten in einer allgemeinen Sitzung auf dem X. Internationalen Zoologenkongreß in Budapest.

[2] Ein solcher Versuch und die vorangehende Dressur wurden beim Vortrag kinematographisch gezeigt.

bereiches. Das Plus am kurzwelligen Ende wird aber durch einen Defekt am langwelligen Ende des Spektrums ausgeglichen: Dressurversuche mit Pigmentpapieren und Spektralfarben haben übereinstimmend ergeben, daß ein reines leuchtendes Rot von dunklem Grau nicht unterschieden werden kann. Die Bienen sehen Ultraviolett, aber sie sind rotblind.

In anderer Hinsicht steht ihr Farbensinn entschieden und ohne Ausgleich hinter den Leistungen des menschlichen Auges zurück: es fehlt ihm ein feineres Unterscheidungsvermögen für Farbennuancen. Legen wir den Bienen die Dressurfarbe statt in der Grauserie in einer bunten Reihe verschiedener Farben vor, so machen sie regelmäßig Verwechslungen, die dem normalen menschlichen Auge niemals unterlaufen können. Nach Dressur auf Gelb befliegen sie unterschiedslos orangerote, gelbe und grasgrüne Farben, nach Dressur auf Blau wenden sie sich allen blauen, violetten und purpurroten Pigmentpapieren zu. Kühns Dressurversuche mit Spektralfarben haben es ermöglicht, die Reizqualitäten schärfer zu erfassen und abzugrenzen. Wir wissen jetzt, daß für das Bienenauge im Spektrum vier Farben gut unterscheidbar sind, deren erste unser Organgerot, Gelb und Grün umfaßt, dann folgt als zweite, für das Bienenauge deutlich andere Farbe der schmale Bezirk des Blaugrün, dann als dritte Qualität das Blau und Violett und als vierte der Bereich des Ultraviolett[1].

Daß jeder dieser Farbbereiche für die Bienen eine einheitliche Qualität bedeutet, ist eine auffallende Besonderheit; und denken wir dazu noch an die morphologische Kluft zwischen Facetten- und Linsenauge, so liegt die Frage nahe, ob hier die physiologischen Grundlagen des Farbensehens den unseren entsprechen mögen. Ich glaube es doch. Denn Kühn hat im Bestehen des farbigen Simultankontrastes eine für die menschliche Sinnesphysiologie typische Erscheinung auch für das Bienenauge nachgewiesen und er hat in neuen, noch unveröffentlichten Versuchen[2] mit einer verbesserten Methodik zeigen können, daß Andeutungen einer Unterscheidung von Farbenabstufungen im Spektrum innerhalb der besprochenen Bereiche auch bei Bienen vorhanden sind. Für unsere biologischen Folgerungen wird dies ohne Belang sein, denn die Natur bietet dem Bienenauge Pigmentfarben und nicht reine Spektralfarben. Aber in physiologischer Hinsicht ist dieser Nachweis von größtem Interesse, denn er zeigt, daß jene Besonderheit im Farbensehen der Bienen gegenüber dem menschlichen Farbensinn einen Unterschied im *Maße*, und nicht im *Wesen* bedeutet.

Die Dressurmethode findet ein zweites, großes Anwendungsfeld auf dem Gebiete des *Geruchsinnes*. Füttert man Bienen in einem mit Flugloch versehenen Kästchen, dem man einen bestimmten Duft beigibt, so lernen sie in wenigen Stunden, sich durch diesen Duft zum Futter leiten zu lassen. Sie schlüpfen dann auch in reine, futterlose Kästchen hinein, wenn ihnen der ‚Dressurduft" entströmt, während sie anders duftenden oder duftlosen Kästchen keine Beachtung schenken[1]. Über diesen elementaren Nachweis eines Riechvermögens hinaus gewährt uns die Methode in mannigfacher Abwandlung einen tieferen Einblick in die Geruchsphysiologie der Bienen. Wir können die auf einen Duft dressierten Tiere vor die Aufgabe stellen, den Dressurduft unter verschieden duftenden Kästchen herauszufinden, somit von anderen Düften zu unterscheiden, wobei uns in den ätherischen Ölen des Handels, in den Essenzen der südfranzösischen Parfumindustrie und in den duftenden Blumen das Riechstoffmaterial in verschwenderischer Fülle zu Gebote steht. Das Unterscheidungsvermögen für Düfte erweist sich bei den Bienen als ähnlich leistungsfähig wie bei einer normal entwickelten und nicht vernachlässigten menschlichen Nase. Wir können den Bienen den Dressurduft in einem Gemisch von Riechstoffen darbieten; im Herauserkennen eines derart verschleierten Duftes ist das Geruchsorgan der Biene dem unseren überlegen. Wir können den Dressurduft in immer weiter gehender Verdünnung bieten, bis wir an eine Grenze kommen, wo duftende und duftlose Kästchen nicht mehr unterschieden werden; so kommen wir zu einer näherungsweisen Bestimmung der Riechschärfe der Bienen. Ich habe solche Versuchsreihen mit einem natürlichen Blütenduft (Tuberosenblütenöl) und mit zwei chemisch reinen Riechstoffen (Methylheptenon und Bromstyrol) durchgeführt. Das Ergebnis war — entgegen der Erwartung —, daß alle drei Riechstoffe von den Bienen schon bei angenähert derselben Verdünnung nicht mehr erkannt werden, bei der auch ein normales menschliches Geruchsorgan das Duftkästchen nicht mehr von duftlosen Kästchen zu unterscheiden vermag. Die oft vermutete fabelhafte Riechschärfe der Bienen ließ sich nur für *einen* von ihnen selbst erzeugten Duft bestätigen, der für sie von besonderer Bedeutung ist. Ich komme darauf noch zu sprechen. Blumendüfte wirken nur dann auf größere Ferne, wenn sie ungewöhnlich intensiv und auch für die menschliche Nase weithin wahrnehmbar sind. In der Regel pflegt die Orientierung durch den *Duft* erst aus einem Abstande von wenigen Zentimetern zu erfolgen, während die Dressur*farbe* schon aus einer Entfernung von mehreren Metern geradlinig angeflogen wird[2]. Selbst sehr *schwache* Blumendüfte kommen aber für die Bienen noch zur Geltung, weil sie ihre Geruchsorgane, die auf den Fühlern frei exponiert sind,

[1] Die gegenseitigen Grenzen dieser vier Qualitätsbereiche liegen für das Bienenauge etwa bei 520, 475 bzw. 400 $\mu\mu$.

[2] Eine kurze Mitteilung über diese Versuche erscheint demnächst in den „Nachrichten der Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen", Math.-Physik. Kl., 1927.

[1] Beim Vortrag kinematographische Demonstration.

[2] Knoll ist bei der Beobachtung des natürlichen Blumenbesuches im freien Gelände zu demselben Ergebnis gekommen.

beim Anflug förmlich in den duftenden Kelch hineintauchen. Die Dressur mißlingt bei einigen Blütensorten auch dann, wenn sie zu Dutzenden oder Hunderten im Dressurkästchen gehäuft sind (wilder Wein, Johannisbeeren, Heidelbeeren); diese für uns völlig geruchlosen Blüten sind offenbar auch für die Bienen ohne Duft.

Mit diesen Andeutungen sind die Grenzen der Methode noch nicht abgesteckt.

Um so bedauerlicher ist es, daß bei der Untersuchung des *Geschmacksinnes* die „Dressur" versagt. Süße Stoffe werden primär angenommen, anders schmeckende oder geschmacklose Substanzen werden nach flüchtigem Kosten abgelehnt, aber ich sehe keinen Weg, die Bienen auf Schmeckstoffe zu dressieren. Hier müssen andere Methoden eintreten.

Eine konzentrierte Rohrzuckerlösung wird mit wahrer Leidenschaft getrunken. Bietet man die Zuckerlösung in stufenweise fortschreitender Verdünnung, so kommt man an einen *Grenzwert*, wo die Lösung nur mehr zögernd angenommen wird. Ein Schritt weiterer Verdünnung führt zur Ablehnung[1]. Bei welcher Konzentration der Grenzwert für die Annahme einer Zuckerlösung liegt, ist von verschiedenen Bedingungen abhängig; in der Regel entspricht er angenähert einer 10proz. Rohrzuckerlösung und bleibt unter gleichen Bedingungen durch lange Versuchsreihen bemerkenswert konstant.

Künstliche Süßstoffe (Saccharin, Dulcin, Glucin) werden von den Bienen nicht an Stelle von Zucker akzeptiert. Das könnte verschieden gedeutet werden. Es ist denkbar, daß diese Substanzen auch auf das Geschmacksorgan der Bienen wie Zucker wirken, aber mit relativ geringer Intensität, so daß der Grenzwert nicht erreicht und die Lösung darum nicht angenommen wird; es ist aber bei der ganz abweichenden Konstitution jener künstlichen Süßstoffe auch möglich, daß sie für die Bienen, sei es *neben* einem Süßgeschmack oder ohne einen solchen, einen *andersartigen* Geschmack haben — wie ja Saccharin, wenigstens in stärkerer Konzentration, auch für uns deutlich eine bittere Komponente hat; schließlich könnten sie auch völlig geschmacklos sein.

Eine Entscheidung ist auf folgendem Wege möglich: Schon ein sehr schwacher, weit unter dem Grenzwert liegender Süßegrad läßt sich dadurch nachweisen, daß er, einer Rohrzuckerlösung hinzugefügt, deren Grenzwert merklich verschiebt. So wurde z. B. in einer Versuchsreihe eine 9proz. Fruchtzuckerlösung nicht mehr angenommen; aber noch der Süßgeschmack einer $2^1/_4$proz. Fruchtzuckerlösung ließ sich nachweisen, denn sie vermochte, einer Rohrzuckerlösung von Grenzwertkonzentration zugefügt, deren Annahme merklich zu verbessern. Anderseits wird eine Rohrzuckerlösung durch Beimischung von geringen Mengen salzig, bitter oder sauer schmeckender Substanzen für die Bienen vergällt. Da jene künstlichen Süßstoffe auch in erheblicher Konzentration mit Rohrzuckerlösung vermischt, deren Annahme weder verbessern noch verschlechtern, sind sie offenbar für die Bienen geschmacklos. Es ist sehr bemerkenswert, daß das gleiche auch für viele echte Zuckerarten gilt.

Wir können also einen sehr schwachen Süßgeschmack einer Substanz dadurch nachweisen, daß sie, einer schwachen Rohrzuckerlösung zugefügt, diese gleichsam über die Schwelle hebt; anderseits läßt sich in einer Rohrzuckerlösung eine Salzbeimengung so geringen Grades, daß sie bei einfacher Beobachtung durchaus wirkungslos erscheint, noch als wirksam erkennen, indem die Bienen von einer derart schwach vergällten Zuckerlösung geringere Mengen in ihren Honigmagen aufnehmen als von reiner Zuckerlösung gleicher Konzentration. Mit solchen einfachen Mitteln kann man in der Analyse des Geschmacksinnes der Bienen weiter kommen, als ich anfangs gehofft hatte.

Könnte ich Ihnen hier Einzelheiten der Ergebnisse vortragen, so würden Sie wohl die Überzeugung gewinnen, daß auch die physiologischen Grundlagen des *chemischen Sinnes* bei Arthropoden und Vertebraten, trotz aller morphologischen Verschiedenheit, dieselben sind.

Von den vielen Fäden, durch welche die Sinnesphysiologie mit der Biologie der Bienen verwoben erscheint, ist ein Komplex besonders reizvoll zu verfolgen: der *süß schmeckende* Nektar ist der wichtigste Nährstoff des Bienenvolkes, und die *farbige, duftende* Blumenkrone ist der Kelch, in der er sich bietet.

Seit SPRENGELS Zeiten deutet man Farben und Duft der Blumen als Lockmittel für die Insektenwelt. Ihre Rolle bei der primären Anlockung der Blütengäste ist gewiß nicht zu unterschätzen. Aber größer ist die Bedeutung, die Blumenfarbe und Blütenduft als Merkzeichen gewinnen, wenn die *blumenstete*, sammelnde Biene von Blüte zu Blüte eilt; sie bleibt der Sorte tagelang treu, die sie als ergiebig kennengelernt hat, und weiß sie an ihren Kennzeichen in dem gestaltenreichen Blütenmeer sicher herauszufinden — zum Nutzen beider Teile: wer einmal gesehen hat, wie lange oft eine Biene in einer ihr unbekannten Blüte herumsucht, bis sie die Nektartröpfchen gefunden hat, und wie rasch sie bei wiederholtem Besuch zum Ziele kommt, vermag den Vorteil zu ermessen, der den *Bienen* aus ihrer Blumenstetigkeit erwächst; noch größeren Nutzen haben die *Blüten*, deren Kreuzbefruchtung dadurch gesichert ist.

Die Bedeutung der *Farben* als Lockmittel und Merkzeichen konnte umstritten sein, solange man mit dem Auge des Menschen die Blumen betrachtet hat, die für das Auge der Blütengäste bestimmt sind. Deren Farbensehen ist uns jetzt in seiner Besonderheit bekannt. Die oft bemerkte Seltenheit rein roter Blumenfarben in unserer Flora wird

[1] Das typische Verhalten der Bienen gegenüber Rohrzuckerlösungen von verschiedener Konzentration wurde beim Vortrag kinematographisch gezeigt.

durch die Rotblindheit der blütenbesuchenden Insekten verständlich. Das Vogelauge ist für rotes Licht hochgradig empfindlich, für Blau stark unterempfindlich, und in schroffem Gegensatze zu unsern Bienenblumen sind bei den tropischen „Vogelblumen", die durch Kolibris und Honigvögel bestäubt werden, scharlachrote Blütenfarben auffallend häufig, blaue Farben selten. In unserer Flora sind es nur gewisse Tagfalterblumen, durch ihre tiefen Blütenröhren speziell an Schmetterlingsbesuch angepaßt, die durch häufigeres Auftreten roter Farben aus dem Rahmen fallen. Die alten Blütenbiologen mußten an „Lieblingsfarben" der besonderen Besucher appellieren. Nun aber wissen wir durch eine Arbeit von KÜHN und ILSE, daß gerade Tagfalter als einzige von allen bisher untersuchten Insekten nicht rotblind sind. Kann man, bei solcher Harmonie bis in die Einzelheiten, in den Blumenfarben etwas anderes sehen als eine offenkundige Anpassung an den Farbensinn der Blütengäste?

Als weithin leuchtende Signale zeigen die Farben den Standort der Blüte an und sichern sie davor, übersehen zu werden. Aber in anderer Hinsicht sind ihrer Bedeutung engere Grenzen gesetzt, als man früher wohl annahm. Da die Bienen nur wenige Farbqualitäten gut unterscheiden, kann ihre Blumenstetigkeit nur zum geringen Teil durch Beachtung der Blüten*farbe* erklärt werden. Ihr sicheres Merkzeichen zum Erkennen der Blumensorte, mit deren Ausbeutung sie beschäftigt sind, ist der Blüten*duft*. Oft erst aus unmittelbarer Nähe entscheidet *er*, ob die angesteuerte Blüte wirklich beflogen wird. Hier kommt der unerschöpfliche Reichtum an Geruchsqualitäten, der sich ja auch für die Bienen bestätigen ließ, zur vollen Geltung.

Die Bedeutung des Blütenduftes liegt aber auch in einer anderen Richtung, in der sie noch vor wenigen Jahren selbst ein Phantast schwerlich vermutet hätte. Um dies klarzumachen, ist eine Abschweifung nötig.

Wenn ich mit Dressurversuchen beginnen will, lege ich zunächst ein mit Honig bestrichenes Papier auf den Versuchstisch, um Bienen anzulocken. Es dauert manchmal tagelang, bis eine Biene den Honig entdeckt. Hat aber *eine* ihn gefunden, so sind in kurzer Zeit Hunderte zur Stelle, die fast ausnahmslos dem gleichen Bienenstock entstammen wie die Entdeckerin. Offensichtlich liegt eine Verständigung vor. Um zu erkennen, wie sie vor sich geht, waren zwei Vorbedingungen zu erfüllen.

Erstens war ein Bienenstock nötig, der gestattet, die Vorgänge in seinem Inneren frei zu überblicken. Ich habe deshalb Beobachtungsstöcke gebaut, bei welchen die Waben statt hintereinander alle nebeneinander stehen, so daß sie gleichsam eine riesige Wabenfläche bilden, die durch Glasscheiben hindurch in ganzer Ausdehnung überblickt werden kann. Zweitens mußte jedes Versuchstier in dem Gewühl von vielen tausend Stockbienen auf den ersten Blick persönlich erkennbar sein. Zu diesem Zweck habe ich ein Verfahren ausgedacht, die Bienen durch unverwischbare Farbflecke fortlaufend zu numerieren.

Verfolgen wir nun eine Biene, die unseren Honigbogen oder ein Zuckerwasserschälchen entdeckt und ihren Magen gefüllt hat, bei ihrer Heimkehr in den Beobachtungsstock, so bemerken wir ein auffälliges Benehmen. Nachdem sie die süße Beute an Stockgenossen abgegeben hat, welche die weitere Verteilung unter den hungrigen Schwestern oder die Aufspeicherung in Honigzellen übernehmen, beginnt sie auf den Waben eine Art *„Rundtanz"*, indem sie mit raschen trippelnden Schritten im Kreise herumrennt, dann plötzlich kehrt macht und sich in der entgegengesetzten Richtung weiter dreht, wieder herumschwenkt und im früheren Sinne ihre Kreise läuft usw.; 3, 10, 20 Wendungen können an derselben Stelle ausgeführt werden, ein paar Sekunden, eine halbe, eine volle Minute kann der Tanz währen. Oft wird er an verschiedenen Stellen der Wabe wiederholt. So überraschend er begonnen hat, so plötzlich wird er abgebrochen, die Biene stürzt in Hast zum Flugloch hinaus und sucht den Futterplatz wieder auf.

Da dieser Rundtanz stets im dichten Gewühl der anderen Bienen ausgeführt wird, kommt die Tänzerin bei ihren Drehungen mit den Tieren der Nachbarschaft in lebhafte Berührung; diese geraten in große Erregung, wenden ihr den Kopf zu, suchen die Fühler an ihren Hinterleib zu halten und trippeln hinter ihr drein, so daß die tanzende Biene einen Schwanz von anderen Bienen mit sich zieht, die die Kreistänze mit allen Wendungen mitmachen. Ab und zu löst sich eine aus dem Gefolge, begibt sich zum Flugloch und verläßt den Stock. Bald darauf erscheinen die ersten Neulinge am Futterplatz. Auch sie tanzen, wenn sie reich beladen heimkehren, und je mehr der Tänzerinnen werden, desto mehr Neulinge drängen sich an den Futterplatz. Die Tänze geben im Stock Kunde von der reichen Tracht[1].

Aber wie verständigen sie sich über den *Ort* des Fundplatzes? Die nächstliegende Vermutung, daß die Neulinge der Tänzerin bei deren Rückkehr zur Futterstelle direkt nachfliegen, erwies sich als falsch. Vielmehr schwärmen die alarmierten Stockgenossen unabhängig von der Tänzerin nach allen Seiten aus und suchen auf eigene Faust erst die nähere Umgebung des Stockes, dann die weiteren Gefilde und schließlich, bei andauernden Tänzen, den ganzen Flugkreis ab. Dies wird deutlich, wenn wir kleine Glasschälchen mit Honig nach allen Seiten und in verschiedener Entfernung vom Beobachtungsstock ins Gras setzen. Füttern wir an einem Schälchen in der Nähe des Stockes eine beschränkte Zahl von numerierten Bienen, so daß sie nach jeder Heimkehr auf den Waben tanzen, so sehen wir nach wenigen Minuten allseits an den nächstbenachbarten Schälchen, später an den weiter abgelegenen, und nach Stunden auch an kilometerweit entfernten Plätzen unnumerierte Bienen aus

[1] Beim Vortrag kinematographische Demonstration der Bienentänze.

unserem Stock, also Neulinge, auftauchen; setzen wir mit der Fütterung aus, so daß nicht mehr getanzt wird, so stehen die Schälchen oft tagelang in den Wiesen, ohne von einer einzigen Biene entdeckt zu werden.

Das alles hat noch nichts mit Blütenduft zu tun. Aber die Fütterung aus Glasschälchen ist unnatürlich. Wir schneiden einige Phloxblüten ab, beträufeln sie mit Zuckerwasser und bieten sie am Futterplatz. Unsere numerierten Bienen sammeln auf den Phloxblüten und tanzen im Stock. Nach $^1/_4$ Stunde machen wir einen Gang durch benachbarte Anlagen — und sehen allenthalben an den Phloxstauden Bienen eifrig die Blüten untersuchen, ein kurioser Anblick für jeden, der weiß, daß ihnen der tief geborgene Nektar dieser Schmetterlingsblumen gar nicht zugänglich ist und daß darum auch Bienen normalerweise an Phlox nie zu sehen sind. Die numerierten Tänzerinnen haben sie an den Phlox geschickt. Der Alarm wirkt durchaus spezifisch. Füttern wir unsere Bienenschar an Cyclamen, so fliegen die ausgesandten Kameraden allerorten an die Cyclamen und kümmern sich nicht mehr um den Phlox und nicht um andere Blumen. Und ebenso habe ich diesen Versuch mit Enzian, mit Wicken, mit Distelblüten und Hahnenfuß, mit blühenden Bohnen und mit Immortellen erfolgreich durchgeführt. Das Verständigungsmittel ist der Blütenduft, der im Haarkleid der Sammlerinnen hängen bleibt, wenn sie an den Blumen saugen, und ihrem Körper noch merklich anhaftet, wenn sie im Stock ihre Tänze vollführen; diesen Duft bemerken die Stockgenossen, und prägen ihn ihrem Gedächtnis ein, während sie auf der Wabe der Tänzerin nachtrippeln und deren Hinterleib so aufmerksam mit ihren Riechwerkzeugen, den Fühlern, betasten; nach diesem Duft suchen sie, wenn sie daraufhin ausschwärmen und die Gegend abstreifen. Es gibt auch völlig geruchlose Blüten, z. B. manche Schwertlilien. Mit solchen mißlingt der Versuch trotz ihrer großen Augenfälligkeit. Am deutlichsten aber wird der Zusammenhang, wenn wir die Blumen ganz beiseite lassen. Wenn wir unsere Schar an einem Glasschälchen mit Zuckerwasser füttern, und der Unterlage den Duft eines ätherischen Öles, z. B. von Pfefferminzöl, geben, so fliegen die mobil gemachten Stockgenossen alle Gegenstände an, wie immer sie beschaffen seien, sobald sie nur nach Pfefferminz riechen.

Noch ist nicht klar, was dies zu sagen hat.

Die sammelnden Bienen tanzen nicht immer. Erst die Erkenntnis, unter welchen Umständen getanzt wird, läßt uns diese duftige Bienensprache in ihrer raffinierten Einfachheit durchschauen. Zwei Versuche geben uns Aufschluß:

Im ersten Versuch variieren wir am Futterplatz die *Menge* des gebotenen Zuckerwassers. Erst stellen wir ein gefülltes Zuckerwasserschälchen auf und sorgen, daß es nicht leer wird, wir imitieren reichen Nektarfluß. Die sammelnden Bienen tanzen im Stock und rufen immer neue Scharen heraus, immer neue Kameraden finden den Futterplatz und verstärken das Aufgebot zur Bewältigung des Futtersegens. Dann imitieren wir spärlichen Nektarfluß: wir ersetzen das Schälchen durch ein anderes, das nur spärlich mit Zuckerwasser durchfeuchtetes Fließpapier enthält. Jetzt müssen die Bienen mühsam saugen, und kehren nach harter Arbeit mit halbgefüllter Honigblase heim; sie kommen wieder, sie setzen unermüdlich ihre Sammeltätigkeit fort; aber nun tanzen sie nicht mehr auf den Waben, und von da ab erhält ihre Schar keinen Zuwachs.

In einem zweiten Versuch variieren wir die *Süßigkeit* der Zuckerlösung. Wird konzentriertes Zuckerwasser geboten, so ist jeder Tanz temperamentvoll bewegt und kann minutenlang dauern, das Volk wird energisch mobilisiert und der Zuwachs an Neulingen ist gewaltig; wird das Zuckerwasser dünn, so werden die Tänze kurz und matt, fallen auch da und dort ganz aus, und dementsprechend läßt der Zustrom an Hilfskräften nach; und setzen wir den Zuckergehalt um einen weiteren Schritt herunter, so können wir sehen, daß die in überreicher Menge gebotene Lösung von unserer Schar mit unvermindertem Eifer eingetragen wird, aber kein Tanz mehr findet statt, und stundenlang erscheint kein Neuling an der Futterstelle. Hier spielt also der Geschmacksinn ganz augenfällig in das innere Treiben des Bienenvolkes hinein.

Das sind nicht unnatürliche Versuche. Auch in der Natur variiert die Menge des abgesonderten Nektars, und es schwankt sein Zuckergehalt von einer gesättigten Lösung bis zu solcher Dünne, daß die Bienen den Trunk verweigern. Die Blumen, in denen reicher Nektarfluß mit größter Zuckerkonzentration verbunden ist, geben die beste Tracht und lohnen das stärkste Aufgebot. Und sie *bewirken* das stärkste Aufgebot. Wie wunderbar einfach dies in der Praxis des Bienenvolkes gesichert ist, haben wir bisher nicht gewußt.

Jedes Volk schickt seine Kundschafter aus, die auf die Suche nach neuen Trachtquellen gehen. Nehmen wir an, es seien in der Gegend einige Pflanzenarten eben im Erblühen. Die einen Kundschafter entdecken diese, die anderen jene Blütensorte. Der Nektar steht tropfenweise in den noch nicht geplünderten Blumen. Die Pioniere finden reiche Tracht und tanzen nach der Heimkehr auf den Waben. Ihr Tanz meldet den ergiebigen Fund und der Blütenduft, den sie im Haarkleid tragen, sagt den Kameraden, nach welchen Blüten sie zu suchen haben. Nach wenigen Minuten ziehen Scharen hinaus, den Honigsegen einzuheimsen, und sie kennen ihr Ziel. Sie kennen nicht den Standort. Wie unzweckmäßig wäre es auch, wenn alles Volk nach *einer*, zufällig zuerst entdeckten Linde zöge! Sie suchen nach allen Seiten, und in kürzester Frist wird ringsherum die neue Tracht ausgebeutet. Ist der Zuckergehalt der einzelnen Blütensorten verschieden, und das *ist* in der Regel so, dann sind die Bienen, die an die süßesten Quellen geraten, zugleich die temperamentvollsten

Tänzerinnen und werben für ihren Blütenduft die meisten Kameraden an. Die Sammlerinnen werden immer mehr, aber die Absonderung des Nektars ist beschränkt. Es kommt der Augenblick, wo Angebot und Nachfrage sich die Wage halten. Dann ist der Nektar nicht mehr im Überfluß vorhanden, die Tracht wird spärlich, die Tänze hören auf, und mit ihnen unterbleibt auch der Zustrom weiterer Neulinge, sobald die Sammlerschar die Tracht leicht bewältigen kann.

Wie aber ist es bei den duftlosen Blüten des wilden Weines, der Heidelbeeren und mancher anderer Pflanzen, bei denen kein mitgebrachter Duft im Stock das Ziel verraten kann, und die trotzdem, sofern sie reichlich Honig bieten, nach kurzer Zeit durch Tausende von Bienen beflogen werden?

Die übersichtlichen Bedingungen am künstlichen Futterplatz schaffen auch hier Klarheit. Wir errichten diesmal zwei Futterstellen, die vom Bienenstock gleich weit entfernt, aber in entgegengesetzter Richtung liegen. An jedem Platz numerieren wir eine Anzahl Bienen und füttern die eine Schar reichlich aus einem gefüllten Zuckerwasserschälchen, die andere spärlich, indem wir sie an Fließpapier saugen lassen. Die reich gefütterte Schar tanzt auf den Waben, die spärlich gefütterte Schar tanzt nicht. An beiden Plätzen steht das Futter auf duftloser Unterlage, wie bei jenen Blüten. Die tanzenden Bienen können also den Stockgenossen keinen Duft übermitteln, der als Kennzeichen ihres Futterplatzes dienlich wäre. Man möchte erwarten, daß beide Scharen gleichen Zuwachs erhalten. Denn obwohl nur die eine Gruppe tanzt, werden doch die Neulinge, die nach allen Seiten ausschwärmen, an beiden Plätzen etwa in gleicher Zahl vorbeifliegen und dann durch den Anblick der sammelnden Tiere angelockt werden. Entgegen dieser Erwartung gesellen sich zu der reich gefütterten Schar, also zur tatsächlich lohnenden Tracht, stets etwa zehnmal soviel Neulinge wie zu der spärlich gefütterten Gruppe.

Sorgsame Beobachtung lehrt, daß die reich gefütterten Bienen beim Anflug an das Schälchen, und auch noch während sie sitzen und saugen, ihr *Duftorgan* ausstülpen. Dessen Duft, auch für uns deutlich wahrnehmbar, wirkt auf das Geruchsorgan der Bienen, wie sich durch besondere Versuche zeigen läßt, ungeheuer intensiv und auf große Entfernung. Die Tiere, die zur spärlichen Tracht fliegen, stülpen das Organ nicht aus. Der Geruch dieses Duftorganes ist es, der die suchenden Neulinge aus beträchtlichem Umkreis an den Ort zieht, wo viel zu holen ist. Man kann die Bienen leicht am Ausstülpen des Duftorganes verhindern, indem man die Dufttasche mit Schellack überzieht. Wenn wir nun an beiden Plätzen reich füttern und der einen Gruppe die Dufttaschen verkleben, dann tanzen beide Scharen im Stock, aber die Gruppe mit den verschlossenen Duftorganen erhält nur $^1/_{10}$ vom Zuwachs der anderen.

Auch an den Blumen stülpen die Bienen bei reicher Tracht ihre Dufttaschen aus; sie tun es an duftenden Blüten und geben so den suchenden Genossen, die zufällig in der Nähe sind, noch einen besonderen Wink; und sie haben damit ein Signal, durch das sie auch an duftlosen Blüten die Kameraden um sich versammeln können — freilich nur dort, wo schon gesammelt wird! Es fehlt hier jene allgemeine Duftparole, die im Stock schlechthin verkündet, nach welchem Brünnlein man jetzt fliegen muß. Es mag hiermit zusammenhängen, daß Bienenpflanzen mit duftlosen Blüten, soviel ich sehe, in größeren geschlossenen Beständen zu wachsen pflegen, und daß es überhaupt erstaunlich wenig Bienenblumen gibt, die eines Duftes völlig entbehren.

Es ist ein alter Streit gewesen, ob in dem schönen Wechselverhältnis zwischen Bienen und Blumen die Blütenfarben oder der Blütenduft, Gesicht oder Geruch die größere Bedeutung haben. Wir wollen beiden ihre Geltung lassen, den Farben, die in die Ferne wirken, als Meldefahnen, wo etwas los ist, dem Duft in seiner abgestuften Mannigfaltigkeit als dem intimeren Berater, der zuverlässig Aufschluß gibt, wes Art die Blüte sei; vielseitiger ist der Duft, der auch, durch die geflügelten Boten in den Stock getragen, dem Bienenvolk seine Blumensprache vermittelt. Wir wollen aber künftig neben Farben und Duft den Nektar, neben Gesicht und Geruch den Geschmack nicht zu nennen vergessen, denn mehr als wir ahnen konnten ist dessen Süße beteiligt, wenn die Bienen besonders eifrig um die Blüten summen, so daß sich der Imker über die vollen Waben freut, und der Landwirt über die werdenden Früchte.

*Literatur*[1].

K. v. Frisch, Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jahrb., physiol. Abt. **35**, 1—188. 1915 (auch als Buch. Jena 1914). — Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jahrb., physiol. Abt. **37**, 1—238. 1919 (als Buch. Jena 1919). — Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jahrb., physiol. Abt. **40**, 1—186. 1923 (als Buch. Jena 1923). — Versuche über den Geschmacksinn der Bienen. Naturwissenschaften **15**. 1927.

F. Knoll, Insekten und Blumen. Abhandl. d. zool.-botan. Ges. in Wien **12**, 1926.

A. Kühn, Nachweis des simultanen Farbenkontrastes bei Insekten. Die Naturwissenschaften 1921, S. 575 bis 576. — Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. Die Naturwissenschaften 1924. — Über den Farbensinn der Bienen. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C, Zeitschr. f. vergl. Physiol. **5**, 762—800. 1927.

Kühn und Ilse, Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben. Biol. Zentralbl. **45**, 144—149. 1925.

Kühn und Pohl, Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Die Naturwissenschaften 1921.

[1] Weitere Literaturangaben in den hier zitierten Schriften.

# Zuschriften.

**Der Herausgeber bittet, die *Zuschriften* auf einen Umfang von *höchstens* einer Druckspalte zu beschränken, bei längeren Mitteilungen muß der Verfasser mit Ablehnung oder mit Veröffentlichung nach längerer Zeit rechnen.**

**Für die Zuschriften hält sich der Herausgeber nicht für verantwortlich.**

## Zur Frage der Verallgemeinerung der Kramers-Heisenbergschen Dispersionsformel für kurze Wellen beim Mehrelektronenproblem.

Betrachtungen über eine verallgemeinerte KRAMERS-HEISENBERGsche Dispersionsformel beim Einelektronenproblem sind von STRATTON[1], von WENTZEL[2] und vom Verfasser[3] ausgeführt worden.

Bei der Ableitung einer Dispersionsformel nach der von SCHRÖDINGER und von KLEIN im Bereich langer Wellen benutzten Methode ist die Betrachtung natürlicherweise an ein einzelnes der miteinander nicht kombinierenden Teilsysteme von Zuständen[4] (Eigenfunktionen) zu knüpfen. Die SCHRÖDINGERsche Eigenfunktion des Anfangszustandes sei $\psi_n = \Phi_n e^{-\frac{2\pi i E_n t}{h}}$ $\psi_m$ und $\psi_s$ seien beliebige Eigenfunktionen desselben Teilsystems. Der elektrische Vektor der einfallenden Welle sei durch den reellen Teil von $\mathfrak{E}_0 e^{2\pi i \nu\left(t - \frac{n \cdot r}{c}\right)}$ gegeben. $r$ bedeutet einen Vektor, der vom Kern aus gezogen ist. Für einen vom Atom weit entfernten Punkt ($n'$ sei der Einheitsvektor in der Richtung vom Atom zu diesem Punkt) läßt sich dann die Sekundärstrahlung aus einer Summe von Dipolmomenten

$$\sum_m^{E_m < E_n + h\nu} (\mathfrak{d}_{nm} + \dot{\mathfrak{d}}_{nm}) + \sum_m^{E_m < E_n - h\nu} (\mathfrak{d}_{mn} + \dot{\mathfrak{d}}_{mn})$$

ableiten, wobei

$$\mathfrak{d}_{nm} = -\frac{1}{4\pi^2 \nu(\nu_{nm} + \nu)} \cdot \frac{\varepsilon^2}{2\mu} \left\{ \mathfrak{E}_0 \delta_{nm} + \frac{h}{4\pi^2 \mu} \sum_s \left[ \frac{(\mathfrak{E}_0 A_{sn})\, \tilde{A}'_{sm}}{\nu_{ns} + \nu} + \frac{(\mathfrak{E}_0 A_{ms})\, \tilde{A}'_{ns}}{\nu_{ms} - \nu} \right] \right\} e^{2\pi i (\nu_{nm} + \nu) t}$$

und ferner

$$\delta_{nm} = \sum_{t=1}^{N} \int \Phi_n \Phi_m e^{i(k' - k)\mathfrak{r}_t} d\tau$$

$$A_{ns} = \sum_{t=1}^{N} \int \tilde{\Phi}_s e^{-ik\mathfrak{r}_t} \operatorname{grad}_t \Phi_n d\tau$$

$$A'_{ns} = \sum_{t=1}^{N} \int \tilde{\Phi}_s e^{-ik'\mathfrak{r}_t} \operatorname{grad}_t \Phi_n d\tau$$

Dabei ist $k = \frac{2\pi\nu n}{c}$ und $k' = \frac{2\pi(\nu_{nm} + \nu) n'}{c}$. $-\varepsilon$ und $\mu$ bedeuten Ladung und Masse eines Elektrons. $N$ ist die Anzahl von Elektronen im Atom.

$$d\tau = \prod_{t=1}^{N} dx_t dy_t dz_t$$

ist das Volumenelement des $3N$ — dimensionalen Koordinatenraumes. Es kann gezeigt werden, daß $\mathfrak{d}_{nm}$ auch für $\nu_{nm} + \nu = 0$ endlich bleibt. Bei der Berechnung der Feldvektoren der Sekundärstrahlung kommt übrigens ein Faktor $(\nu_{nm} + \nu)^2$ hinzu.

Für lange Wellen folgt die gewöhnliche KRAMERS-HEISENBERGsche Formel. In dem Falle, daß $\nu \gg \nu_K$ ist, wo $\nu_K$ die Frequenz der $K$-Absorptionskante des Atoms bedeutet, wird die Sekundärstrahlung wesentlich durch das erste Glied $\mathfrak{E}_0 \delta_{nm}$ in der Klammer $\{\}$ des obigen Ausdruckes für $\mathfrak{d}_{nm}$ bestimmt. Eine relativistische Verallgemeinerung der Dispersionsformel, welche für sehr harte Strahlung bei Vernachlässigung der Wechselwirkung der Elektronen ausgeführt werden kann, gibt für die Intensität der COMPTONstrahlung die BREIT-DIRACsche Formel.

Die Notiz des Verfassers in „Nature" wurde auf denjenigen Spezialfall der obigen Dispersionsformel begründet, den man für $N = 1$ erhält. STRATTON berechnet die Sekundärstrahlung in einer Weise, die nicht berechtigt sein kann. Die angegebene Dispersionsformel gibt im Grenzfall kurzer Wellen zu gewissen bei WENTZEL vorkommenden Gliedern nicht Anlaß. Für die Intensitätsfrage des COMPTONeffektes und auch in anderen Fällen würden diese Glieder Schwierigkeiten bereiten[1].

Ich hoffe, demnächst auf eine nähere Diskussion der hier angegebenen und wohl nur als erste Annäherung gültigen Dispersionsformel zurückkommen zu können.

Kopenhagen, Institut for teoretisk Fysik, den 28. September 1927. IVAR WALLER.

## Anomale Dispersion im Röntgengebiet.

Um die Dispersion der Röntgenstrahlen im Gebiet einer Absorptionskante zu untersuchen, wurden an Kupfer zu beiden Seiten der K-Kante Bestimmungen des Brechungsexponenten nach der *Methode der Totalreflexion* gemacht. Diese Messungen sind in der Figur dargestellt, und zwar sind dort als Funktion der Wellenlänge aufgetragen die Werte tg $(2\Theta)$, d. h. tg vom Doppelten des Grenzwinkels der Totalreflexion. Aus diesem Grenzwinkel $\Theta$ bestimmt sich in einfacher Weise der Brechungsexponent $n$. Es ist $1 - n = \frac{1}{2} \sin^2 \Theta$. Bei den aufgetragenen Werten ist der durch die Absorption im Kupfer bedingten Unschärfe der Reflexionsgrenze bereits Rechnung getragen. Um die gemessenen Werte mit den durch die verschiedenen Theorien gegebenen vergleichen zu können, sind in der Figur auch noch die entsprechenden Kurven nach den Theorien von LORENTZ und von KALLMANN und MARK[2] eingezeichnet. Es zeigt sich, daß zwar von beiden Theorien die Größenordnung des Brechungsexponenten in einiger Entfernung von der Kante richtig wiedergegeben wird. Der Verlauf desselben zu beiden Seiten der Kante scheint aber ein ganz anderer zu sein, als nach diesen auf klassischer Grundlage aufgebauten Theorien zu erwarten ist. Das in der Nähe der Kante vorausgesagte

[1] J. A. STRATTON, Phys. Zeitschr. **28**, 366. 1927.

[2] G. WENTZEL, Zeitschr. f. Phys. **43**, 1 und 779. 1927.

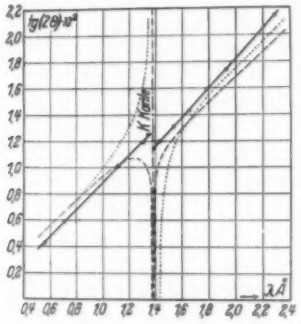
[3] I. WALLER, Nature, July 30, 1927. Eine ausführlichere Mitteilung ist an Philosophical Magazine eingesandt worden.

[4] Vgl. die fundamentalen Untersuchungen von HEISENBERG, DIRAC, WIGNER und HUND.

[1] Vgl. WENTZEL l. c.

[2] KALLMANN und MARK, Ann. d. Phys. **82**, 585. 1927.

anomale Verhalten kommt bei unseren Totalreflexionsmessungen überhaupt nicht zum Ausdruck. Es ist, wenn überhaupt vorhanden, auf ein äußerst schmales Gebiet zusammengedrängt und in der Kante selbst springt der Brechungsindex um einen gewissen Betrag.




Verlauf des Grenzwinkels θ bei Totalreflexion von Röntgenstrahlen.
— gemessen. ····· nach der Theorie von LORENTZ.
- - - nach der Theorie von KALLMANN und MARK.

Die ausführliche Arbeit erscheint in nächster Zeit an anderer Stelle.

Zürich, Physikalisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, im Oktober 1927. R. FORSTER.

## Einfluß von Schwefelwasserstoff auf die Keimung der Turionen von Myriophyllum spicatum.

Im Anschluß an Arbeiten über „Pflanzengeographische und Physiologische Seesalzwirkungen" konnten an Turionen von Myriophyllum spicatum eigenartige Reaktionen auf Schwefelwasserstoff beobachtet werden.

Die Turionen stammten aus einem Tümpel an der Spree und wurden diesem Mitte September 1926 entnommen. In dem Tümpel war noch vorhanden eine Batrachium-Art, Elodea, und Nymphaceen; an den Rändern stand etwas Phragmites. Im Tümpelwasser konnte freier Schwefelwasserstoff nicht nachgewiesen werden. In 75 g feuchtem Schlamm konnten nach dem Ansäuern mit Salzsäure 0,0099 g $H_2S$ (als PbS bestimmt) festgestellt werden.

*Versuchsanordnung:* Zur Verwendung kamen nur frisch grüne, allseitig geschlossene Turionen. Die Turionen kamen in 2 l-Gläser die bei 10—15 C ceteris paribus diffusem Tageslicht ausgesetzt waren.

*Lösungen:* Nährlösung, Seewasserlösung 0,4 proz., Nährlösung, Seewasserlösung 0,4 proz., beide mit $H_2S$ gesättigt. Durch die $H_2S$-Lösungen wurde alle 5 Tage ein Strom Schwefelwasserstoff geleitet.

Nach 15 Tagen fingen die Turionen in den mit $H_2S$ behandelten Lösungen an aufzugehen.

Nach 6 Wochen waren die Turionen in den $H_2S$-Lösungen vollkommen zu etwa 10 cm langen Sprossen mit Wurzeln herangewachsen (vgl. Fig. 2 und 4), während die Turionen in den beiden anderen Lösungen noch vollkommen geschlossen waren und erst im Frühjahr bei beginnender Sonnenbestrahlung sich anfingen zu entwickeln. Derselbe Versuch wurde mit gleichem Ergebnis wiederholt, wobei sich sogar in einer 1proz. Seewasserlösung mit $H_2S$ eine deutliche Entwicklungsförderung zeigte.

Am Standort konnten erst Anfang Mai entwickelte Sprosse festgestellt werden. Leider konnten die Versuche nicht fortgesetzt werden, weil sämtliche mir bekannten Standorte von Myriophyllum sowohl bei Kottbus als auch bei Halle infolge der dauernden Überschwemmungen derartig gelitten hatten, daß die gesamten Assoziationen gestört waren und nur braunes und vollkommen unbrauchbares Material zu beschaffen war. Sobald wieder einwandfreies Material zu beschaffen ist, soll mit Hilfe der WINKLERschen Methode genauer untersucht werden.

Da einerseits der Schwefelwasserstoff ein starkes Pflanzengift ist — Versuche mit Mais, Pisum, Helianthus zeigten schon bei Spuren starke Vergiftungen

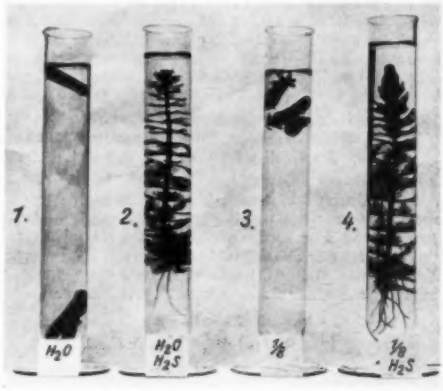



Fig. 1. Nährlösung.
Fig. 2. Nährlösung mit $H_2S$.
Fig. 3. 0,4proz. Seewasserlösung.
Fig. 4. 0,4proz. Seewasserlösung mit $H_2S$.
Sämtlich nach 6 Wochen.

(vgl. auch RODENBURG, Dissertation Utrecht 1927) — andererseits aber eine starke Wachstumsförderung in sonst hemmenden Salzlösungen (vgl. MONTFORT und BRANDRUP, Jahrb. f. wiss. Botanik 1927) einwandfrei festgestellt wurde, sodann auch Halophyten, z. B. Triglochin am Soolgraben bei Artern in stark $H_2S$-haltigem Schlamme wachsen, muß auf eine ökologische Bedeutung des Schwefelwasserstoffes auf bestimmte Pflanzengruppen geschlossen werden. Diesen Zusammenhang zu erklären versuchen, ist die Aufgabe weiterer Untersuchungen an Halophyten.

Kottbus, im Oktober 1927.

WOLFGANG BRANDRUP.

## Das tetraedrische Kohlenstoffatom und die Krystallstruktur des Pentaerythrit.

(Vorläufige Mitteilung.)

MARK und WEISSENBERG[1] waren unter der Annahme, daß die von MARTIN[2] für Pentaerythrit angegebene, ditetragonal-pyramidale Krystallklasse $C_{4v}$ richtig

[1] MARK und WEISSENBERG, Zeitschr. f. Physik 17, 301. 1923.

[2] MARTIN, Neues Jahrb. f. Min. Beil.-Blätter 7. 1. 1890.

ist, zu einer Struktur gelangt, bei der das zentrale Kohlenstoffatom an der Spitze einer Pyramide liegt, die vier Substituenten dagegen an deren Basisecken. Diese Strukturbestimmung wurde zunächst von HUGGINS und HENDRICKS[1] bestätigt, dann aber von NITTA[2] angezweifelt. WESTENBRINK und VAN MELLE[3] endlich gelangten auf Grund des Lauediagramms mit Primärstrahl parallel zur tetragonalen Achse zu dem Resultat, daß die Krystallklasse $C_4v$, welche Symmetrieebenen parallel zur tetragonalen Achse besitzt, nicht richtig sein kann, und schlossen daher auf die spiegelebenenfreie, nur durch eine polare Achse gekennzeichnete Klasse $C_4$. Unter Annahme dieser Klasse würde das Hauptresultat von MARK und WEISSENBERG, die pyramidale Symmetrie des zentralen Kohlenstoffatoms erhalten bleiben[4, 5]. Es würde dagegen hinfällig werden, wenn sich auch diese Klasse als unrichtig herausstellen sollte.

Die Richtigkeit der Klasse $C_4$ und weiter des pyramidalen Pentaerythritmodells ist somit letzten Endes begründet auf der Martinschen Feststellung einer polaren tetragonalen Achse. Die unterzeichneten Verfasser haben daher die Versuche von MARTIN einer Nachprüfung unterzogen. Es ist ihnen jedoch *nicht* gelungen, die Polarität der tetragonalen Achse zu bestätigen.

Es wurden Krystallsplitter in der Mitte der gesättigten Lösung aufgehängt und durch langsames Eindunsten der Lösung zum Wachsen gebracht. Dabei fand die Ausbildung der Krystalle in allen untersuchten Fällen nach beiden Enden der tetragonalen Achse durchaus symmetrisch statt. Die erhaltenen Krystalle hatten zumeist die in Fig. 1 gezeichnete Form. Die beiden Enden der tetragonalen Achse waren fast immer durch kleine, fast gleich große Rechtecke begrenzt, deren lange Seiten senkrecht zueinander lagen[5]. Auch die angestellten Lösungs- und Ätzversuche ließen keine Polarität erkennen. Diese Feststellungen zeigen, daß auch die Krystallklasse $C_4$ höchstwahrscheinlich nicht richtig ist. Von den fünf tetragonalen Krystallklassen ohne polare Achse ($D_4h$, $C_4h$, $D_4$, $S_4$, $Vd$) kommen wegen des Lauediagramms mit Primärstrahl parallel zur tetragonalen Achse nur die bereits von NITTA diskutierten Klassen $C_4h$ und $S_4$ in Betracht. $C_4h$ scheidet nach den Versuchen der Verfasser aus, da die gekreuzte Lage der beiden Endrechtecke anzeigt, daß keine einfache tetragonale Achse, sondern eine tetragonale Drehspiegelachse vorliegt. Es bleibt somit nur $S_4$ übrig.

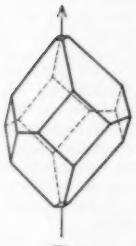


Fig. 1.

Von den in der Klasse $S_4$ möglichen Raumgruppen $S_4^1$ und $S_4^2$ scheidet $S_4^1$ aus wegen der von MARK und WEISSENBERG sicher erwiesenen Körperzentrierung. Die in der Raumgruppe $S_4^2$ möglichen Punktlagen lassen darauf schließen, daß das zentrale Kohlenstoffatom die Eigensymmetrie $S_4$ besitzt. Da diese Symmetrie durch eine vierzählige Drehspiegelachse gekennzeichnet ist, so muß geschlossen werden, daß das Molekül tetraedrisch gebaut ist.

Für die geometrische Stereochemie von WEISSENBERG kann daher der krystallisierte Pentaerythrit nicht mehr als eine experimentelle Stütze im bisherigen Sinne herangezogen werden.

Greifswald und Berlin, im Oktober 1927.

A. SCHLEEDE und E. SCHNEIDER.

[1] HUGGINS und HENDRICKS, Journ. of the Americ. chem. soc. **48**, 164. 1926.

[2] NITTA, Bull. chem. soc. Japan **1**, 62. 1926.

[3] WESTENBRINK und VAN MELLE, Zeitschr. f. Kristallogr. **64**, 548. 1926.

[4] MARK und WEISSENBERG, Zeitschr. f. Kristallogr. **65**, 499. 1927.

[5] In etwa 90% der untersuchten Fälle.

## Über die Struktur der Resonanzlinie des Li-Bogenspektrums 6708 und die Frage des Isotopieeffektes beim Li.

Die Struktur der Li-Resonanzlinie 6708 ist schon wiederholt[1] untersucht worden, unter anderem auch von dem Gesichtspunkt aus, den spektroskopischen Nachweis der Isotopie[2] des Li ($Li_6$ und $Li_7$) zu führen. Trotz des Umstandes, daß gerade beim Li die Verhältnisse, was die Isotopieaufspaltung betrifft, besonders günstig liegen, konnte bisher über das normale Dublett hinaus keine weitere Komponente eindeutig nachgewiesen werden. Die Verfasser, die vor kurzem mit einer Untersuchung der Struktur von Li 6708 begonnen haben, fanden eine schwache, nach rot gelagerte dritte Komponente, die von der langwelligen Komponente des normalen Dubletts um etwa den Dublettabstand ($\Delta\lambda = 0{,}15$) verschoben ist[3]. Einsicht in die bisherigen Ergebnisse der Untersuchung, die mit der Vakuumentladung[4] im elektrischen Widerstandsofen und dem großen Plangitter des Einsteinturmes[5] durchgeführt wurden, geben am besten die Fig. a, b, c. Der Gefahr der Täuschung, die durch Gittergeister hervorgerufen werden kann, ist ausführliche Beachtung geschenkt worden.

Fig. a gibt das Bild der Selbstumkehr, wie es im elektrischen Ofen bei relativ hohem Li-Partialdruck erscheint. Das gleiche Bild erhalten MCLENNAN und AINSLIE mit Hilfe von Vakuumbogen und Stufengitter. Die Deutung dieses Bildes von GREEN als Selbstumkehr ist durch unsere Versuche eindeutig bestätigt. Dagegen kann man nicht, wie GREEN glaubt, für das Auftreten der komplizierteren Struktur der Selbstum-

[1] ZEEMANN, K. Akad. Wet. Amst. Proc. **15**, 1130. 1913. — N. A. KENT, Phys. Zeitschr. 1914, S. 383. — A. S. KING, Astrophys. Journ. **28**, 300. 1916. — I. B. GREEN, Journ. Opt. soc. of Americ. **2**, 213. 1925.

[2] MC LENNAN und AINSLIE, Proc. of the roy. soc. A. **101**, 342. 1922. — AINSLIE, Transact. of the roy. soc. Canada **18**, 137. 1924.

[3] Wahrscheinlich ist dieselbe identisch mit dem Satelliten, den KENT, Astrophys. Journ. **40**, 337. 1914, beobachtet hat, der aber bei späteren Untersuchungen (s. Anm. [1]) nie wieder bemerkt worden ist.

[4] H. SCHÜLER, Zeitschr. f. Phys. **37**, 728. 1926. — Vgl. auch K. L. WOLFF, Zeitschr. f. Phys. **44**, 170. 1927.

[5] E. FREUNDLICH, Das Turmteleskop der Einsteinstiftung. Berlin: Julius Springer 1927.

kehr den Starkeffekt verantwortlich machen. Fig. b zeigt das erhaltene Emissionsbild in seiner Lage zum Umkehrbild. Um die dritte Komponente zu erhalten, muß das normale Dublett stark überexponiert werden. Bei gewöhnlicher Belichtung erhält man das übliche Alkalidublett (Fig. c).

Die Verfasser vermuten, daß die neu gefundene Komponente die schwache Linie des $Li_6$-Dubletts ist. Seine starke Komponente müßte alsdann mit der schwachen Komponente des $Li_7$-Dubletts zusammenfallen. Nach dieser Auffassung ergibt sich ein Isotopeneffekt von der Größe des Dublettabstandes. Das dem Mischungsverhältnis der Isotopen ($Li_7 : Li_6 = 16 : 1$) entsprechende Intensitätsverhältnis scheint vorhanden zu sein, soweit man das bei der leichten Umkehrbarkeit der Linie nachweisen kann. Die Versuche werden fortgesetzt.

Berlin-Potsdam, Laboratorium der Einsteinstiftung, den 24. Oktober 1927. H. Schüler und K. Wurm.

## Zur Theorie der Gravitation und der Elektrizität.

Eine Arbeit von Thirring[1] hat gezeigt, daß rotierende Massen Trägheitsfelder vom Typus der Zentrifugalkräfte bzw. der Corioliskräfte besitzen. Auf Grund hiervon läßt sich zeigen, daß die elektrostatischen Felder in erster Annäherung als Zentrifugalfelder gedeutet werden können. Es sollte also für zwei Körper mit den elektrischen Ladungen $Q_1$ und $Q_2$ und den mechanischen Massen $\mu_1$ und $\mu_2$ die Beziehung gelten:

$$\frac{Q_1}{Q_2} = \frac{Z_1}{Z_2} = \frac{\mu_1 R_1 \omega_1^2}{\mu_2 R_2 \omega_2^2},$$

worin $Z = \mu R \omega^2$ die Zentrifugalkräfte bezeichnen.

Die magnetischen Felder ergeben sich dadurch, daß rotierende Systeme (Kreisel) ihre freien Achsen gleichzustellen suchen, d. h. die magnetischen Kräfte müßten sich in erster Annäherung wie die Drehimpulse verhalten. Für die magnetischen Momente $J_1$ und $J_2$ zweier Körper sollte also gelten

$$\frac{J_1}{J_2} = \frac{Z_1 R_1^2 \omega_1}{Z_2 R_2^2 \omega_2},$$

wo $Z$ die Zentrifugalkräfte $\mu R \omega^2$ bezeichnen. Auf Sonne und Erde angewandt ergab die Rechnung gemäß obiger Beziehungen tatsächlich Übereinstimmung mit der Erfahrung. Die Rechnung führt für Sonne und Erde zu folgenden Werten: $\frac{Q_S}{Q_E} = 0{,}5 \cdot 10^5$, für das Verhältnis der magnetischen Momente der Volumeneinheit $i_S$ und $i_E$ ergab sich: $\frac{i_S}{i_E} = 21$. Nach den astronomischen Erfahrungen sind die Winkelgeschwindigkeiten der Eigenrotation von Planeten in der Größenordnung der Winkelgeschwindigkeit der Umlaufsbewegung. Nimmt man in Anlehnung daran an, daß die Winkelgeschwindigkeit der Eigenrotation des negativen Elektrons von der Größenordnung der Rydbergschen Konstante ($\sim 10^{16}\ \mathrm{sec}^{-1}$) ist, so führt die Rechnung für das Verhältnis Ladung/Masse von Erde zu negativem Elektron

$$\frac{Q_{\text{Erde}} / \mu_{\text{Erde}}}{Q_{\text{Elektron}} / \mu_{\text{Elektron}}}$$

zu dem Wert von $0{,}3 \cdot 10^{-21}$, der ebenfalls in Übereinstimmung mit der Erfahrung ist. Die Neigung der magnetischen Achse gegen die Rotationsachse bei Erde und Sonne (Erde 11°, Sonne 6°), die die Annahme notwendig macht, daß die Gesamtladung neben negativer auch positive Ladung enthält, erklärt sich auf Grund der Thirringschen Arbeit (s. o.) dadurch, daß die Trägheitsfelder rotierender Massen neben einer radialen auch eine achsiale Komponente besitzen können.

Die Deutung der elektromagnetischen Energie als Rotationsenergie wird ferner durch die Schrödingersche Quantenmechanik gestützt.

Berlin, den 1. November 1927.

M. Hirsch.

[1] Phys. Zeitschr. **19**, (1918), S. 33 und 156.

## Optische Eigenschaften von Phasengrenzschichten.

Das durch die spontane Orientierung von Molekülen in der Phasengrenzschicht Flüssigkeit-Gas[1] hervorgerufene innere Feld[2] ist die Ursache besonderer Grenzflächeneigenschaften. Da das innere Feld senkrecht zur Oberfläche wirkt, ist die Grenzschicht in Richtungen parallel zur Oberfläche doppelbrechend und, wenn man in Gebieten optischer Absorption beobachtet, außerdem dichroitisch. Diese Erscheinung ist z. B. für solche Fälle bekannt, bei denen die Grenzschichtmoleküle adsorbierte Farbstoffmoleküle sind[3]. Die optische Anisotropie der Grenzschicht muß überdies bewirken, daß ein *linear* polarisierter Lichtstrahl bei *allen* Einfallswinkeln als *elliptisch* polarisierter reflektiert wird. Reflexion an *absorbierenden* Medien läßt außerdem Erscheinungen erwarten, die der *metallischen Reflexion* ähnlich sind. Die elliptische Polarisation des an nicht absorbierenden Flüssigkeiten reflektierten Licht ist schon von Airy[4], Jamin[5], Quincke[6], Drude[7] u. a. beobachtet, aber bisher noch nicht befriedigend gedeutet worden. Ist wirklich die spontane Orientierung der Grenzflächenmoleküle, d. h. das Vorhandensein eines inneren Feldes für die angedeuteten Reflexionserscheinungen verantwortlich, so sind sie als das bisher unbekannte *elektrische Analogon zum magnetischen Kerr-Effekt* anzusehen, und es ergibt sich die Möglichkeit, den natürlichen Effekt durch Anlegen eines äußeren elektrischen Feldes zu verstärken.

Greifswald, Physikalisch-chemische Abteilung des Chemischen Instituts, den 4. November 1927.

Gerhard Jung.

[1] P. Lenard, Sitzungsbericht d. Heidelberg. Akad. d. Wiss. Mathem.-naturw. Kl. 1914, 27., 28. und 29. Abhandlung; Langmuir, Journ. of the Americ. chem. soc. **38**, 2231. 1916.

[2] G. Jung, Zeitschr. f. phys. Chem., **123**, 281. 1926.

[3] Z. B. A. Frey, Naturwissenschaften **13**, 403. 1925; **15**, 760. 1927.

[4] B. Airy, Cambr. Trans. **4**, 219. 1832.

[5] J. Jamin, Ann. Chim. Phys. (3) **29**, 263. 1850; **31**, 165. 1850.

[6] G. Quincke, Pogg. Ann. **128**, 355. 1886.

[7] P. Drude, Wied. Ann. **36**, 532. 1889.

Herausgeber und verantwortlicher Schriftleiter: Dr.-Ing. e. h. DR. ARNOLD BERLINER, Berlin W 9.
Verlag von Julius Springer in Berlin W 9. — Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.